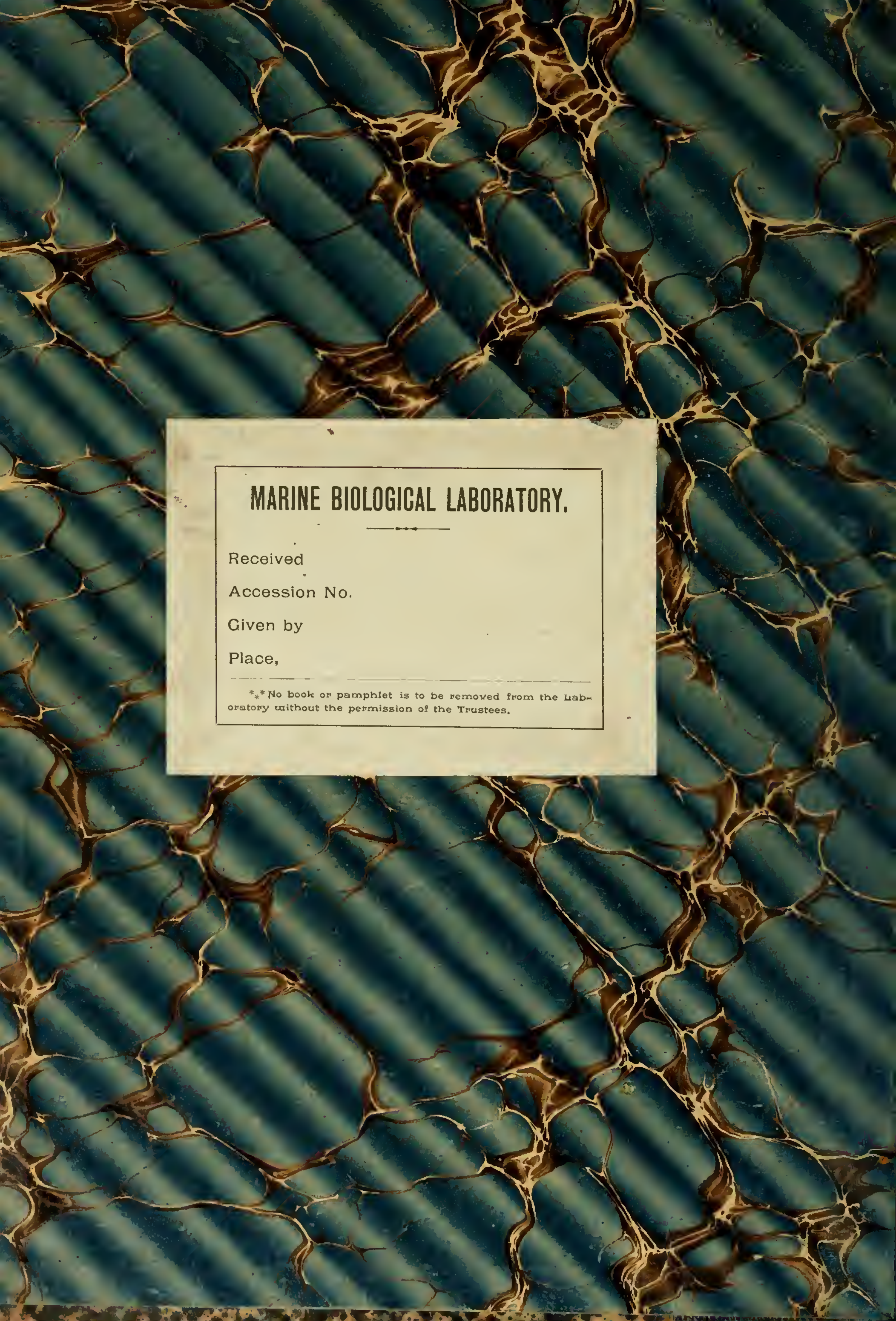




MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.
Received
Accession No.
Given by
Place,
_ No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.





LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE, J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VIII

1r FASCICULE.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
AUG. PEETERS, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

1892

1955

LA STRUCTURE

DES

LOBES OPTIQUES

CHEZ L'EMBRYON DE POULET

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le 1er février 1892.*)

LA STRUCTURE DES LOBES OPTIQUES

CHEZ L'EMBRYON DE POULET

Les auteurs qui ont étudié la structure interne des lobes optiques des oiseaux ont décrit, dans la partie de ces organes où aboutissent les fibres optiques, et que certains d'entre eux désignent sous le nom de *toit optique*, un nombre considérable de couches plus ou moins distinctes. En effet, quand on examine une coupe d'un lobe optique d'oiseau fixé par le bichromate de potassium et coloré par l'hématoxyline, d'après le procédé courant de WEIGERT, on trouve une succession plus ou moins régulière de zones d'épaisseur variable. Les unes riches en fibres à myéline apparaissent colorées en bleu; les autres riches en cellules nerveuses présentent des rangées de corpuscules étoilés; enfin, certaines d'entre elles, pauvres à la fois et en fibres myéliniques et en cellules, ont un aspect finement granuleux sur le fond jaune-brun caractéristique de la substance grise.

STIEDA (1), dans ses recherches sur la structure des lobes optiques des oiseaux, admet dans le toit optique treize couches distinctes, sans compter l'épithélium épendymaire. BELLONCI (2), qui s'est servi de la méthode à l'acide osmique, décrit onze couches y compris la zone épithéliale interne.

L'étude des lobes optiques des oiseaux a été reprise par RAMON Y CAJAL (3) avec la méthode rapide de GOLGI, et a conduit à des résultats qui jettent une vive lumière sur la structure interne de ces organes complexes.

(1) STIEDA : *Studien über das centrale Nervensystem der Vogel und Säugethiere*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1868.

(2) BELLONCI : *Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei Vertebraten*; Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888, p. 1—46.

(3) RAMON Y CAJAL : *Estructura del lóbulo optico de las aves y origen de los nervios opticos* Revista trimestrial de histologia normal y patologia, nos 3 et 4, p. 65—78, 1889. — *Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques*; Intern. Monatschr. f. Anat. u. Phys., t. VIII, fasc 9 et 10, 1891.

Pedro Ramon (1) a étudié de la même façon les couches optiques des reptiles. Un autre mémoire du même auteur se trouve signalé dans les travaux des deux savants espagnols, c'est une étude comparée des centres optiques chez les vertébrés; malheureusement cette étude n'a pas encore été publiée. De sorte que, pour le moment, le travail de Ramon y Cajal est le seul dans lequel on trouve consignés les résultats fournis par la méthode de Golgi dans l'étude de la structure interne des lobes optiques chez les oiseaux.

Nous n'ignorons pas l'existence du travail de Fusari (2) sur l'encéphale des téléostéens, ni de celui de Tartuferi (3) sur la structure interne des éminences antérieures des tubercules quadrijumeaux de l'homme.

Mais nous voulons nous occuper exclusivement dans ce mémoire des lobes optiques des oiseaux et, plus spécialement encore, de la structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet du 18e au 20e jour d'incubation.

Ramon y Cajal admet et décrit dans le toit optique des oiseaux quinze couches distinctes qu'il désigne simplement par des numéros d'ordre en allant de la périphérie au centre, „attendu que, dit-il lui-même, dans l'état actuel de nos connaissances, il n'est pas possible d'assigner à chacune de ces couches une désignation née de la disposition anatomique et des fonctions spéciales de leurs éléments (4)".

L'étude que nous avons faite de la structure du toit optique chez l'embryon de poulet nous a donné la conviction que les éléments nerveux, qui forment les différentes couches admises par Ramon y Cajal, ne peuvent avoir dans chacune de ces couches une fonction distincte; physiologiquement donc ce grand nombre de couches ne saurait se maintenir. Il en est de même au point de vue purement morphologique, car les éléments nerveux d'une même couche n'appartiennent pas tous au même type, pas plus que les éléments de couches différentes n'appartiennent à des types différents. L'admission d'un nombre aussi considérable de couches ne peut que compliquer une structure en réalité bien simple et en rendre la description très difficile; d'autant plus que l'épaisseur du toit optique et des couches qui le constituent varie non seulement dans les diverses régions d'un même lobe

(1) Pedro Ramon : *El encephalo de los Reptiles*; 24 sept 1891.

(2) Fusari : *Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes der Teleostier*; Intern. Monatschr., Bd IV, p. 275—299, 1887. — *Intorno alla fina anatomia dell'encephalo dei teleostei*; Reale Accademia dei Lincei, 1887.

(3) Tartuferi : *Sull'anatomia minuta delle eminenze bigemine anteriori dell'uomo*; Milano, 1885.

(4) Ramon y Cajal : Loc cit., p. 5 du tiré à part.

optique, mais aussi, comme Ramon y Cajal l'a constaté lui-même, dans les lobes optiques de diverses espèces d'oiseaux.

Il nous semble plus simple et plus rationnel de distinguer dans le toit optique des oiseaux trois couches seulement :

a) Une couche externe formée principalement par la terminaison des fibres du nerf optique, fig. 13, A ;

b) Une couche moyenne de substance grise, presque exclusivement constituée de cellules nerveuses, fig. 13, B ;

c) Une couche interne de substance blanche où l'on trouve les fibres nerveuses centrales, fig. 13, C.

La *couche périphérique* comprend les sept premières zones de Ramon y Cajal. Elle a des limites précises : elle s'étend depuis la surface du toit optique jusqu'au niveau où se terminent les dernières ramifications des fibres *rétiniennes.* Cette couche renferme un grand nombre de cellules nerveuses appartenant à des types très divers, mais elle a un caractère transcendant qui permettra toujours de la reconnaître sur une préparation quelque peu imprégnée par le chromate d'argent : on rencontre dans toute son épaisseur les arborisations terminales des fibres nerveuses qui viennent de la rétine. On pourrait appeler cette couche : la *couche des fibres du nerf optique*, ou mieux encore la *couche des fibres rétiniennes.*

La *couche moyenne* de substance grise est nettement limitée du côté de la couche des fibres rétiniennes. Elle est beaucoup plus épaisse que cette dernière et est formée presque exclusivement de cellules nerveuses. Elle correspond aux couches 8 à 13 de Ramon y Cajal. Sa limite interne est indiquée par une rangée souvent double de cellules volumineuses, dont les prolongements protoplasmatiques, d'une longueur considérable, s'étendent dans tous les sens à travers la couche moyenne jusque dans les parties internes de la couche superficielle. Cette couche est formée en grande partie de cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil va devenir ou bien une fibre nerveuse de la couche interne, véritable fibre optique centrale, ou bien une fibre nerveuse périphérique allant se terminer dans les couches profondes de la rétine. Ces cellules sont les véritables centres optiques, et constituent la *couche des cellules nerveuses optiques.*

La *couche blanche interne* forme environ le tiers interne du toit optique. Elle est formée, dans la plus grande partie de sa masse, par des fibres nerveuses qui ne sont que les prolongements cylindraxils des cellules nerveuses optiques. Nous appellerons cette couche la *couche des fibres optiques,*

Cette troisième couche a comme limite interne une rangée de cellules épithéliales qui tapissent la cavité ventriculaire et constituent l'*épithélium épendymaire.*

L'étude de la structure interne du toit optique comprendra donc la description des éléments qui entrent dans la constitution de ces trois couches.

I. COUCHE DES FIBRES RÉTINIENNES.

Nous savons par les recherches concordantes de DOGIEL (1), TARTUFERI (2) et RAMON Y CAJAL (3), faites les unes par la méthode de EHRLICH au bleu de méthylène, les autres par la méthode rapide de GOLGI, que la plupart des fibres du nerf optique ne sont que les prolongements cylindraxils des cellules nerveuses situées dans la couche ganglionnaire de la rétine. On pourrait donc les appeler à juste titre des *fibres rétiniennes*, car la rétine renferme leurs cellules d'origine, de la même façon que la muqueuse olfactive renferme les cellules d'origine des fibres olfactives, la muqueuse linguale les cellules d'origine des fibres gustatives et l'organe de CORTI les cellules nerveuses d'où naissent les fibres auditives. Toutes ces fibres qui président à une sensibilité spéciale prennent donc leur origine en dehors de l'axe cérébro-spinal, absolument comme les fibres de la sensibilité générale, qui ont leur centre dans les ganglions rachidiens.

Ces fibres nerveuses d'origine périphérique viennent toutes se terminer, d'une façon presque identique, par des arborisations libres dans une partie quelconque de l'axe cérébro-spinal. C'est là un fait qui a été mis en lumière par les recherches concordantes de HIS, RAMON Y CAJAL, KÖLLIKER, PEDRO RAMON, V. LENHOSSEK et les nôtres, et qui nous semble définitivement acquis à la science. Cette même disposition se retrouve chez les animaux inférieurs, ainsi que cela semble résulter de certaines figures qui accompagnent les deux remarquables travaux de RETZIUS sur le système nerveux des crustacés et des vers (4), et ainsi que cela existe mani-

(1) DOGIEL : *Ueber das Verhalten der nervosen Elementen in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Saugethiere*; Anat. Anz., 1888.

(2) TARTUFERI : *Sull' anatomia della retina*; Intern. Monatsch. f. Anat. und Physiol., 1887.

(3) RAMON Y CAJAL : *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux*; Anat. Anz., 1889, nº 4. — *Estructura de la retina de los reptiles y batracios*; Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nerviosa; 20 août 1891.

(4) RETZIUS : *Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen*; Biolog. Unters., Neue Folge, I, 1, 1890. — *Zur Kenntniss des centralen Nervensystems der Würmer*; Biolog. Unters., Neue Folge, II, 1891.

festement chez le *Lumbricus*, d'après les recherches toutes récentes de v. LENHOSSEK (1).

Pour les fibres rétiniennes le fait n'est pas douteux non plus. RAMON Y CAJAL l'a prouvé pour les fibres du nerf optique des oiseaux, et son frère PEDRO RAMON pour celles qui aboutissent aux corps genouillés des mammifères et aux lobes optiques des reptiles, des batraciens et des poissons. Chez l'embryon de poulet, voici comment les choses se passent. Les fibres rétiniennes, après avoir passé par le chiasma des nerfs optiques, arrivent aux lobes optiques; là elles s'écartent les unes des autres et forment autour de chacun des lobes un véritable manteau périphérique de moins en moins épais au fur et à mesure que l'on s'écarte de la ligne médiane, ainsi que BELLONCI l'a d'ailleurs montré avec la méthode à l'acide osmique.

Ces fibres rétiniennes colorées en noir apparaissent donc à la périphérie du lobe optique, soit en coupe transversale, soit en coupe longitudinale, d'après la direction suivant laquelle le lobe optique a été sectionné, FIG. 1 et 13.

Une fois arrivées dans cette zone périphérique, les fibres se recourbent à angle droit sur elles-mêmes et s'enfoncent dans la couche externe du lobe optique, où chacune d'elles va se terminer par une arborisation libre très complexe. Nous avons réuni dans la partie supérieure de la FIG. 1 un grand nombre de ces arborisations terminales, ainsi qu'on les trouve en abondance dans toute imprégnation quelque peu réussie. Comme il ressort clairement de l'examen de cette figure, les arborisations terminales des fibres rétiniennes n'occupent pas toutes le même niveau et ne présentent pas non plus les mêmes caractères. On peut distinguer facilement quatre formes d'arborisations, différentes l'une de l'autre et par le niveau où elles se trouvent et par la direction spéciale qu'affectent les branches terminales.

Les plus externes et les plus internes ont les mêmes caractères : elles sont aplaties de dehors en dedans, et les branches qui les constituent ont surtout une tendance à s'épanouir dans le sens horizontal.

Les premières se trouvent immédiatement en dessous du manteau périphérique formé par les fibres venant du chiasma. Sur des coupes antéro-postérieures, il n'est pas rare de voir une de ces fibres se recourber, quitter la zone périphérique pour s'engager dans les parties sous-jacentes et s'y terminer soit directement, *a*, soit après un trajet antéro-postérieur per-

(1) v. LENHOSSEK : *Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus*; Arch. f. mik. Anat., Bd 39, p. 102—136.

pendiculaire au premier, *b*, par un grand nombre de branches horizontales divergentes qui se divisent et se subdivisent à leur tour.

Les arborisations profondes se comportent d'une façon identique. La fibre rétinienne, au sortir de la zone périphérique, traverse immédiatement toute l'épaisseur de la couche externe pour s'épanouir dans une vaste arborisation horizontale, *c*; ou bien, après s'être dégagée de la zone des fibres externes, la fibre rétinienne présente un trajet horizontal d'une longueur variable avant de s'engager dans les couches profondes, *d*.

La zone des fibres nerveuses périphériques, FIG. **1** et **13**, *fr*, est donc double. La plus externe et la plus épaisse est formée de fibres rétiniennes venant directement du chiasma, ces fibres se présentent en section transversale sur des coupes verticales et antéro-postérieures. En dessous de cette zone externe on trouve une zone interne, beaucoup moins développée, dont les fibres affectent une direction perpendiculaire à celle des fibres externes : elle est formée uniquement par une partie des fibres externes qui courent dans cette zone, avant de s'enfoncer plus profondément dans le lobe optique, FIG. **1**.

Ces arborisations profondes ont comme caractère particulier de présenter une limite interne nette et précise; les différentes ramifications qui les constituent ne dépassent jamais le plan horizontal séparant la couche des fibres rétiniennes de la couche des cellules nerveuses optiques, FIG. **1**.

Les arborisations comprises entre ces deux rangées extrêmes sont beaucoup plus étroites; mais par contre les branches qui les constituent ont une tendance à prendre la direction verticale. L'épanouissement de ces ramifications terminales se fait surtout dans un plan perpendiculaire à celui qu'affectent les ramifications des arborisations superficielles et profondes. Ce caractère est surtout prononcé dans les arborisations de la troisième rangée. Aussi les *corbeilles terminales* (Endkörben), pour nous servir d'un terme employé par Kölliker pour des productions analogues de la couche moléculaire du cervelet, les corbeilles terminales de la troisième rangée, prises dans leur ensemble, ont une forme rectangulaire, FIG. **1**, *e*, tandis que celles de la deuxième rangée sont plus ou moins cuboïdes, *f*. Ces arborisations de la troisième zone se terminent nettement à quelque distance au-dessus des arborisations profondes, de façon à laisser entre elles deux la place pour une rangée de cellules nerveuses.

Dans toutes ces arborisations la fibre rétinienne, au moment de se résoudre en bouquet terminal, commence par se bifurquer en deux branches divergentes. Celles-ci se divisent et se subdivisent alors à leur tour, en même temps qu'elles émettent de petites ramilles collatérales. Toutes les branches qui en naissent sont courtes et grêles, elles s'entortillent les unes dans les autres de manière à former par leur ensemble pour chaque arborisation un plexus inextricable. Il n'est pas difficile cependant de suivre, sur un bon nombre de préparations, toutes ces divisions et ces subdivisions et de se convaincre aisément que toutes ces branches, quelque nombreuses qu'elles soient, sont indépendantes les unes des autres, indépendantes aussi des ramifications venant des arborisations voisines et qu'elles finissent toutes librement en présentant souvent un petit épaississement terminal.

Les fibres du nerf optique se comportent donc, dans le lobe optique des oiseaux (Ramon y Cajal et Van Gehuchten), des reptiles, des batraciens et des poissons et dans les corps genouillés des mammifères (Pedro Ramon), absolument comme les fibres olfactives des mammifères (Golgi, Ramon y Cajal,-Van Gehuchten et Martin), des oiseaux et des reptiles (Pedro Ramon) se comportent dans le bulbe olfactif. Leur mode de terminaison présente aussi beaucoup d'analogies avec celui des fibres sensitives de la moelle épinière, avec cette différence qu'elles ne se bifurquent que près de leur terminaison et qu'elles ne présentent pas sur leur trajet de branches collatérales.

Le nerf optique ne prend donc pas son origine dans les lobes optiques comme on l'avait toujours cru jusqu'ici; il y trouve plutôt sa terminaison. Sa véritable origine se trouve dans les cellules nerveuses de la couche ganglionnaire de la rétine.

Ce mode de terminaison des fibres rétiniennes est une découverte qui appartient tout entière à Ramon y Cajal. Dans un travail paru en 1889, il décrivit pour la première fois les arborisations terminales des fibres optiques chez les oiseaux. A cette époque il ne connaissait que les trois premières rangées d'arborisations; les plus profondes lui avaient échappé. La partie des lobes optiques occupée par ces trois rangées est riche en cellules nerveuses, ainsi que nous le verrons bientôt. Mais, comme pour aucune de celles-ci Ramon y Cajal n'avait pu poursuivre le prolongement cylindraxil jusqu'au délà de la limite des ramifications rétiniennes, le savant espagnol avait proposé de désigner cette partie externe du lobe optique des oiseaux sous le nom de *formation rétinienne*, par opposition à tout le reste

du toit optique, auquel il réservait la dénomination de *formation cérébrale*, parcequ'il est surtout formé de cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil se rend au cerveau.

En 1891, le professeur de Barcelone a publié en français son article de 1889 en y ajoutant quelques nouveaux détails. Cette fois il décrit, comme nous venons de le faire, les quatre rangées d'arborisations rétiniennes. Mais comme les arborisations profondes s'épanouissent immédiatement en dessous d'une rangée de cellules nerveuses (6[e] couche de Ramon) dont le prolongement cylindraxil peut être poursuivi, au moins pour quelques unes, jusque dans la substance blanche centrale, il semble abandonner la distinction qu'il avait établie entre la *formation rétinienne* et la *formation cérébrale*.

Nous pensons que la présence, dans la couche externe des lobes optiques, de cellules nerveuses envoyant leur prolongement cylindraxil dans la couche moyenne, et même dans la couche interne, n'est pas un motif suffisant pour abandonner cette distinction à la fois simple et rationnelle. C'est pourquoi nous conservons la dénomination de *formation rétinienne*, ou mieux de *couche des fibres rétiniennes*, à toute cette partie des lobes des oiseaux, envahie par les ramifications terminales des fibres du nerf optique. Toutes les recherches faites pendant ces dernières années dans le domaine du système nerveux nous ont d'ailleurs appris qu'on ne trouve dans aucun organe une distinction nette en couches indépendantes. Il semble, au contraire, qu'un des caractères dominants de la structure des centres nerveux, c'est précisément cette absence de zones indépendantes, due au mélange intime d'éléments en apparence très disparates. Il en est ainsi pour le cervelet, pour le cerveau et pour le bulbe olfactif, dans lesquels la division en couches distinctes est purement conventionnelle et basée uniquement sur la prédominance d'un élément sur plusieurs autres. Il ne peut en être autrement pour les lobes optiques.

Il est un autre caractère important de la couche externe du toit optique : les prolongements protoplasmatiques de toutes les cellules nerveuses de la couche moyenne viennent s'y terminer. Cette couche moyenne, ainsi que nous le verrons bientôt, est presque exclusivement formée de cellules nerveuses de toutes les formes et de toutes les grandeurs. Les unes sont situées immédiatement en dessous des arborisations rétiniennes profondes, fig. 2, les autres sont éparpillées à tous les niveaux de la couche optique, fig. 1, 3, 7, 10, 11 et 13, les plus internes, grandes et volumineuses, forment la limite de séparation avec la couche des fibres optiques, fig. 13.

Toutes ces cellules sont abondamment pourvues de prolongements protoplasmatiques richement ramifiés. Les plus épais et les plus importants d'entre eux naissent toujours du côté externe, traversent la couche moyenne en émettant quelques branches collatérales, pour se terminer par des arborisations complexes à tous les niveaux de la couche superficielle jusque immédiatement en dessous de la zone des fibres nerveuses périphériques.

Cette couche des fibres rétiniennes est donc l'endroit où les éléments nerveux de la rétine rencontrent les éléments nerveux du cerveau moyen. Les éléments de la rétine y envoient leur prolongement cylindraxil, les éléments des lobes optiques leurs prolongements protoplasmatiques. Les deux espèces de prolongements se terminent dans cette zone par des arborisations libres qui s'enveloppent l'une l'autre, se mêlent intimement, s'enlacent par leur ramilles terminales, de façon à établir entre eux des contacts multiples, tout en restant libres et indépendants les uns des autres. C'est ce que montrent en toute évidence un grand nombre de nos figures et notamment les FIG. 1, 2. 3 5, 6, 7, 10, 11, 12 et 13.

Ce contact est le seul rapport intime qui existe entre les éléments nerveux de la rétine et ceux du lobe; nous devons en conclure nécessairement que c'est par ce contact seul que les éléments rétiniens influent les éléments optiques. La transmission nerveuse ne se fait donc pas par continuité, mais par contiguité, aussi bien dans les lobes optiques que dans les autres parties de l'axe cérébro-spinal.

De plus, les ramifications terminales des fibres rétiniennes ne viennent nulle part en contact avec le corps des cellules nerveuses de la couche moyenne, ni avec leurs prolongements cylindraxils qui vont devenir les fibres optiques centrales. Ainsi, c'est par leurs prolongements protoplasmatiques qu'ils reçoivent l'ébranlement nerveux et le transmettent au prolongement cylindraxil. Les prolongements protoplasmatiques doivent donc être de nature nerveuse et ne peuvent en aucune façon avoir *exclusivement* pour fonction la nutrition des éléments nerveux.

L'ébranlement nerveux venant des cellules ganglionnaires de la rétine suit dans les fibres du nerf optique une direction *cellulifuge*, pour arriver aux éléments du toit optique. Transmis aux ramifications terminales des prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses optiques, il suit dans ceux-ci une direction *cellulipète*, pour arriver au corps cellulaire et, de là, se réfléchir sur le prolongement cylindraxil, où il suivra de nouveau une direction *cellulifuge*. Cette disposition anatomique

plaide donc en faveur de l'hypothèse que nous avons émise antérieurement d'une façon quelque peu dubitative (1), à savoir que, dans tout élément nerveux, le prolongement cylindraxil aurait une conduction cellulifuge et servirait à transmettre l'ébranlement d'un élément à un autre; tandis que les prolongements protoplasmatiques présenteraient toujours la conduction cellulipète, et transmettraient l'ébranlement reçu d'un prolongement cylindraxil étranger à la cellule même dont ils dépendent, pour autant que cet ébranlement ne soit pas perçu par le corps cellulaire lui-même.

Cette hypothèse a été défendue, d'une façon beaucoup plus affirmative, par Ramon y Cajal, dans un travail exclusivement destiné à élucider la signification physiologique des expansions protoplasmatiques et nerveuses(2). Passant en revue les relations qui existent entre le bulbe olfactif et la muqueuse olfactive, entre la rétine et le lobe optique, entre les éléments nerveux des voies motrices et de toutes les voies centrifuges, le professeur de Barcelone trouve partout la même disposition : les prolongements protoplasmatiques et le corps cellulaire reçoivent l'ébranlement et le transmettent au prolongement cylindraxil; aussi considère-t-il l'arborisation protoplasmatique comme un appareil *récepteur* du mouvement, et l'arborisation terminale du prolongement nerveux comme un appareil d'*application*. Mais il a soin d'ajouter que c'est là une pure hypothèse, qui semble, au moins jusqu'à présent, en accord parfait avec les faits. Cette hypothèse peut s'appliquer aussi aux cellules nerveuses unipolaires des animaux inférieurs. Ici l'appareil récepteur du mouvement semble réduit au corps cellulaire seul; à moins de considérer comme prolongements protoplasmatiques les branches collatérales irrégulières qui, dans le voisinage du corps cellulaire, naissent de la grosse tige unique avant qu'elle ne devienne prolongement cylindraxil. L'examen des nombreuses figures qui accompagnent les deux remarquables mémoires de Retzius sur le système nerveux central des crustacés et des vers rend cette opinion plus que probable. Les cellules unipolaires des ganglions rachidiens des vertébrés nous semblaient faire exception à la règle générale, mais cette exception est plus apparente que réelle, ainsi que nous le montrerons plus loin.

(1) Van Gehuchten : *La structure des centres nerveux, la moelle épinière et le cervelet*; La Cellule, t. VII, fasc 1, p. 101, 1891.

(2) Ramon y Cajal : *Significacion fisiologica de las expansiones protoplasmaticas y nervósas de las celulas de la substancia gris*; Revista de Ciencias Medicas de Barcelona, n° 22 et 23, 1891.

La nature nerveuse des prolongements protoplasmatiques ou des dendrites (His) est encore en question. Tandis que Golgi et ses élèves (Martinotti, Sala) leur attribuent exclusivement une fonction nutritive, Ramon y Cajal, nous-même et Martin, tout en leur reconnaissant cette fonction de nutrition, qu'ils doivent avoir en commun avec toutes les parties de l'élément nerveux, nous leur attribuons encore une fonction de conduction; Kölliker est porté aussi à admettre cette manière de voir, sans se prononcer cependant d'une façon définitive. Pour Waldeyer (1) la question n'est pas tranchée, il réserve son opinion en attendant de nouvelles recherches.

Dans son dernier travail sur les nerfs sensibles du *Lumbricus*, v. Lenhossek est tenté de rejeter à la fois les deux hypothèses. L'hypothèse de Golgi lui paraît défectueuse, d'autant plus que dans l'épiderme du lombric il a vu pénétrer un grand nombre d'anses vasculaires, qui s'y enfoncent jusque sous la cuticule. Les cellules nerveuses de l'épiderme étant donc suffisamment baignées par le sérum sanguin, l'existence d'une nutrition par les prolongements périphériques lui semble improbable. Quant à l'hypothèse de la nature nerveuse des dendrites, défendue par Ramon y Cajal et par nous, il est porté à la rejeter aussi, ne voyant pas, dit-il, « welcher Vortheil damit verbunden wäre, wenn der auf eine bestimmte Zahl von epidermalen Nervenzellen einwirkende Reiz, sich auf dem Wege der Dendriten noch auf eine Anzahl benachbarter Elemente ausdehnen und so die Nervenfasern eines umfassenderen Gebietes in Erregung versetzen sollte (2) ». v. Lenhossek semble par là être d'avis que, si l'on admet l'hypothèse de Ramon y Cajal et la nôtre, les cellules nerveuses de l'épiderme du *Lumbricus* seraient en contact entre elles par les dendrites nés de leur base, et pourraient ainsi se transmettre l'une à l'autre l'excitation périphérique. Tel n'est pas notre manière de voir. Il est bien vrai que Ramon y Cajal admet la possibilité d'une pareille transmission pour certains cas exceptionnels : lorsque, par exemple, des prolongements protoplasmatiques s'accumulent dans des zones où il n'existe pas de fibres nerveuses, comme cela se présente, d'après Ramon y Cajal (3), dans la couche granuleuse du lobe optique des reptiles et des batraciens. Pedro Ramon (4) partage la manière de voir de son frère.

(1) Waldeyer : *Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems*; Sonderabdr. aus der « Deutschen Medicinischen Wochenschrift » n° 44 et suiv., 1891.

(2) v. Lenhossek : Loc. cit., p 113.

(3) Ramon y Cajal : Signification fisiologica...

(4) Pedro Ramon : Loc. cit., p. 12 et 14.

Un pareil lien entre des éléments nerveux voisins nous semble difficile à admettre. Car, si cette possibilité existe pour certains éléments, alors qu'il n'y a pas de fibres voisines, nous ne voyons pas pourquoi elle n'existerait pas pour tous les éléments nerveux, qu'ils soient ou non en contact avec des prolongements cylindraxils. Et, dans ce cas, comme tous les éléments de la substance grise se touchent et s'entrelacent par leurs dendrites, témoins les cellules des couches moléculaire et granuleuse du cervelet, de la couche corticale du cerveau, les cellules mitrales du bulbe olfactif, les cellules ganglionnaires de la rétine, etc., c'en est fait de l'indépendance des routes nerveuses. En effet, la moindre excitation périphérique se transmettrait nécessairement à un grand nombre d'éléments souvent disparates de l'axe cérébro-spinal.

Dans son étude « sur la structure de l'écorce cérébrale chez quelques mammifères(1), » Ramon y Cajal admet aussi comme vraisemblable « pour la communication à petites distances, l'intervention par contacts réciproques des branches protoplasmiques basilaires et latérales de la tige des pyramides ». Il semble ainsi battre en brèche sa propre hypothèse; car, dans ce cas, les prolongements protoplasmatiques jouiraient aussi de la conduction cellulifuge, et deviendraient des appareils d'application du mouvement, absolument comme le prolongement cylindraxil.

Aussi, jusqu'à preuve du contraire, nous admettons, en nous basant sur tous les faits acquis jusqu'ici, que les prolongements protoplasmatiques ont toujours, comme nous l'avons dit plus haut, une conduction cellulipète, c'est-à-dire qu'ils ont toujours pour fonction de transmettre au corps cellulaire dont ils dépendent l'excitation qui leur arrive. Dans le cas particulier signalé par v. Lenhossek, les dendrites de la base des cellules nerveuses intra-épithéliales n'auraient donc pas pour fonction de relier ces cellules les unes aux autres, mais bien de recueillir les impressions extérieures qui, n'arrivant pas directement au seul prolongement périphérique, leur seraient transmises d'une façon diffuse à travers les cellules épithéliales. On sait que, chez les vertébrés, les terminaisons nerveuses intra-épithéliales des nerfs de la sensibilité générale perçoivent les excitations extérieures à travers une ou plusieurs rangées de cellules cornées de l'épiderme.

Les arborisations terminales des fibres rétiniennes et les ramifications protoplasmatiques des cellules nerveuses optiques ne sont pas les seuls

(1) La Cellule, t VII, 1891.

éléments qui entrent dans la constitution de la couche externe. On y trouve encore un grand nombre de cellules, qu'il serait difficile de ranger par zones superposées. Dans les centaines de coupes du lobe optique d'embryon de poulet que nous avons étudiées, il nous a toujours paru que les cellules de la couche externe étaient distribuées sans ordre apparent. En dehors d'une rangée de cellules qui existe, d'une façon constante, immédiatement au-dessus des arborisations rétiniennes profondes (7e couche de Ramon y Cajal), et d'une couche granuleuse voisine de la zone des fibres nerveuses périphériques (2e couche de Ramon y Cajal), on trouve des éléments éparpillés dans toute l'épaisseur de la couche des fibres rétiniennes.

A l'aide de la méthode de Golgi on constate que la série externe de cellules est formée de petits éléments nerveux à corps cellulaire arrondi ou polyédrique, d'où partent quelques branches protoplasmatiques courtes et divergentes, fig. 5, *a*. Le prolongement cylindraxil est grêle et délicat. Il descend verticalement en bas. Ramon y Cajal n'a pu le poursuivre qu'un peu au delà de sa 6e couche.

Plus heureux que le professeur de Barcelone, nous avons vu, sur un bon nombre de préparations, le prolongement cylindraxil pénétrer dans la couche des cellules nerveuses, et atteindre même quelquefois la couche des fibres optiques centrales. Ce prolongement nerveux est remarquable par les nombreuses petites branches collatérales qui en naissent, et dont plusieurs ont une tendance à retourner dans la couche externe. Nous n'avons cependant jamais vu ce prolongement cylindraxil se continuer avec une fibre optique centrale.

Quelquefois aussi le prolongement nerveux, beaucoup plus court, semble se terminer au niveau des premières cellules nerveuses optiques.

Ces éléments n'existent pas exclusivement dans la zone granuleuse externe. On les retrouve aussi dans la rangée cellulaire interne, de même que dans toute l'épaisseur de la couche qui nous occupe, ainsi que le montre la fig. 5, *b* et *c*; nous avons rassemblé dans cette figure des éléments pris sur des coupes différentes.

Dans la rangée cellulaire interne nous avons trouvé quatre types d'éléments.

1° Le type cellulaire décrit par Ramon y Cajal. D'un corps cellulaire allongé naît une tige ascendante, qui se ramifie et se termine dans la profondeur de la couche externe, et un cylindre-axe descendant qui traverse la couche moyenne pour devenir une fibre nerveuse de la couche blanche.

Sur son trajet ce prolongement nerveux émet quelques branches collatérales. Ces éléments se comportent absolument comme la plupart des cellules nerveuses de la couche moyenne; on peut donc aussi les considérer comme de véritables cellules optiques, FIG. 5, *d*.

2° Des petites cellules nerveuses identiques à celles qui forment la zone granuleuse externe, FIG. 5, *b*.

3° Des cellules nerveuses à cylindre-axe court, pourvues de quelques petits prolongements protoplasmatiques et d'un prolongement nerveux descendant; celui-ci entre dans la couche moyenne et s'y termine par des branches horizontales très longues, au niveau de la première rangée de cellules nerveuses optiques. Nous avons représenté quelques-unes de ces cellules dans la FIG. 8.

4° Enfin un grand nombre de petites cellules de neuroglie, FIG. 5, *n*.

Entre ces deux rangées de cellules on trouve éparpillés des éléments appartenant aussi à des types différents :

1° De petites cellules nerveuses à cylindre-axe descendant, signalées dans les deux rangées cellulaires, FIG. 5, *c*;

2° Des petites cellules nerveuses à cylindre-axe court, analogues à celles décrites dans la zone interne, FIG. 8;

3° Quelques cellules nerveuses plus volumineuses, à cylindre-axe descendant et devenant fibre nerveuse de la couche interne, FIG. 5, *e*;

4° Des éléments de neuroglie, petits et grêles, pauvres en prolongements protoplasmatiques, comme ceux signalés plus haut, ou bien pourvus d'un grand nombre de prolongements très longs et très délicats qui traversent toute l'épaisseur de la couche externe, FIG. 5;

5° Enfin des éléments nerveux à direction horizontale, bien décrits par RAMON Y CAJAL. Nous en avons représenté quelques-uns dans la FIG. 6 et 10, *m*. Ces éléments se caractérisent par la longueur considérable de leurs prolongements protoplasmatiques. Sur un grand nombre d'entre eux il nous a été impossible de reconnaitre un prolongement cylindraxil. Dans quelques cas, cependant, ce prolongement apparait; il affecte alors une direction horizontale, comme les prolongements protoplasmatiques eux-mêmes. Il nous est impossible de dire où et comment il se termine. Le prolongement nerveux de la cellule *a* se bifurque à quelque distance des corps cellulaire en une branche ascendante et une branche descendante, mais ici aussi la réduction n'était pas complète.

Il serait bien difficile de déterminer la fonction des éléments si disparates de la couche externe. Pour les cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil va devenir une fibre nerveuse centrale, la fonction n'est pas douteuse : ce sont des cellules optiques, aussi bien que la plupart des éléments de la couche moyenne. Pour les cellules à cylindre-axe court, dont les ramifications terminales se trouvent au niveau des cellules de la couche moyenne, on peut supposer, comme le fait Ramon y Cajal, qu'elles servent à transmettre d'une façon médiate l'ébranlement nerveux amené par les fibres rétiniennes à un grand nombre de cellules optiques. Il en est peut-être de même des petites cellules nerveuses à cylindre-axe long. Quant aux cellules volumineuses à direction horizontale, les observations sont encore beaucoup trop incomplètes pour leur attribuer une fonction physiologique quelconque.

II. COUCHE MOYENNE OU COUCHE DES CELLULES NERVEUSES OPTIQUES.

La couche moyenne du lobe optique, la plus épaisse des trois, est formée presque exclusivement de cellules nerveuses, que l'on peut ranger dans les deux groupes découverts par Golgi : les éléments à cylindre-axe long et les éléments à cylindre-axe court.

Les éléments nerveux à cylindre-axe long peuvent se comporter de deux façons différentes : les uns envoient leur prolongement cylindraxil vers la couche interne du lobe, où il va devenir une fibre nerveuse centrale; nous les appellerons, pour faciliter la description, *cellules nerveuses optiques à cylindre-axe central*. Les autres envoient leur prolongement cylindraxil vers la couche externe du lobe, où il va devenir, au moins dans un grand nombre de cas, une fibre nerveuse de la bandelette optique : ce sont les *cellules nerveuses optiques à cylindre-axe périphérique*.

Les éléments nerveux à cylindre-axe court peuvent aussi être divisés en deux groupes, suivant qu'ils présentent un prolongement cylindraxil descendant et interne ou ascendant et externe.

Ces quatres groupes d'éléments nerveux se trouvent en abondance dans toute l'épaisseur de la couche moyenne. Nous allons décrire succinctement leurs caractères différentiels.

A. *Cellules nerveuses optiques à cylindre-axe long.*

a) Cellules nerveuses optiques à cylindre-axe central.

Les cellules nerveuses qui rentrent dans ce groupe peuvent appartenir à plusieurs types distincts.

1° Immédiatement en dessous des arborisations rétiniennes profondes de la couche externe, on trouve une zone granuleuse à limites assez nettes, formée principalement de cellules nerveuses à cylindre-axe court, dont nous parlerons plus loin. Cette zone granuleuse a été représentée dans toutes nos figures par deux lignes ponctuées parallèles. Un peu en dessous de cette zone, on trouve, sur des préparations bien imprégnées par le chromate d'argent, une rangée continue et souvent double de cellules volumineuses, à corps cellulaire allongé et fusiforme, telles que nous les avons représentées dans la FIG. 2.

Du côté externe de ces cellules part, le plus souvent, un gros tronc protoplasmatique qui se bifurque bientôt, traverse la zone granuleuse et pénètre dans la couche externe; là il s'étend par deux ou trois grosses branches terminales jusqu'en dessous des fibres nerveuses périphériques. Quelquefois cette tige externe se résout en un grand nombre de prolongements protoplasmatiques qui se perdent entre les arborisations rétiniennes.

Du pôle interne du corps cellulaire et de ses faces latérales s'échappent de nombreuses branches protoplasmatiques longues et grêles, verticales, obliques ou horizontales, qui s'enlacent avec les branches des cellules voisines de manière à former un treillis inextricable. Ce sont ces prolongements protoplasmatiques entrecroisés qui donnent un aspect finement granuleux à la zone immédiatement voisine, FIG. 2 (9e couche de RAMON Y CAJAL), bien plus que les ramifications terminales des cellules nerveuses à cylindre-axe court, FIG. 9, et que les collatérales des cylindre-axes descendants, comme le pense RAMON Y CAJAL.

Du milieu de ces branches protoplasmatiques, on voit sortir le prolongement cylindraxil, né directement du corps cellulaire ou d'un gros tronc protoplasmatique descendant. Ce prolongement nerveux se dirige verticalement en bas, traverse toute l'épaisseur de la couche moyenne et arrive dans la couche interne; il se recourbe alors à angle droit sur lui-même pour devenir une fibre nerveuse centrale. Dans son trajet à travers la couche moyenne, il émet un nombre considérable de fines branches collatérales, *i*. Nous avons compté jusqu'à huit branches sur un même prolongement cylindraxil.

Si l'hypothèse dont nous avons parlé plus haut se confirme, ces cellules nerveuses optiques doivent recueillir l'ébranlement nerveux des fibres rétiniennes : soit directement par leurs prolongements périphériques qui viennent en contact avec les fibres du nerf optique, soit indirectement par leur corps cellulaire et par les prolongements nés de la base, grâce à leur contact avec les ramifications du cylindre-axe court des éléments dont nous parlerons plus loin, FIG. 9.

2° Dans les zones les plus profondes de la couche moyenne, près de la couche des fibres nerveuses centrales, on trouve deux ou trois rangées de cellules volumineuses, à corps arrondi ou triangulaire et pourvues de deux, trois ou quatre expansions protoplasmatiques longues et épaisses. Celles-ci naissent de la partie externe du corps cellulaire, s'écartent les unes des autres, traversent toute l'épaisseur de la couche moyenne pour se terminer par de fines branches entre les arborisations rétiniennes profondes de la couche externe. Comme RAMON Y CAJAL l'a fait remarquer déjà, ces branches protoplasmatiques ont des contours réguliers et un aspect moniliforme. Ces expansions sont très longues et très divergentes et elles s'étendent fort loin du corps cellulaire. C'est pourquoi on ne rencontre le plus souvent dans les préparations que des tronçons, qu'on pourrait prendre aisément pour des prolongements cylindraxils, d'autant plus que les branches qui en naissent sont grêles, moniliformes et ressemblant assez bien aux collatérales d'un cylindre-axe, FIG. 12, *ppr*. Mais, dans des préparations un peu épaisses, il n'est pas difficile de voir que tous ces gros troncs moniliformes ne sont que les branches protoplasmatiques des cellules nerveuses situées à la limite interne de la couche moyenne, où elles forment la 13e couche ou la *zone ganglionnaire* de RAMON Y CAJAL, FIG. 13.

Du côté interne de ces cellules part un prolongement cylindraxil qui entre directement dans la couche interne, et s'y recourbe pour devenir fibre nerveuse centrale. Pas plus que RAMON Y CAJAL, nous n'avons vu ce prolongement cylindraxil émettre des branches collatérales.

Ces cellules nerveuses n'existent pas exclusivement dans la zone ganglionnaire; on en trouve aussi quelques-unes dans la moitié interne de la couche moyenne, voire même entre les fibres de la couche interne.

Elles ont souvent la forme triangulaire; l'angle interne se continue alors avec le prolongement cylindraxil, tandis que des deux angles latéraux partent deux grosses branches horizontales qui se dirigent en sens contraire, se recourbent insensiblement dans la zone moyenne, qu'elles traversent

pour se terminer dans la couche externe à une distance considérable l'une de l'autre.

Ces prolongements externes, avons-nous dit, présentent beaucoup de ressemblance avec des prolongements cylindraxils. Comme ceux-ci, ils ont des contours lisses et nets, ils présentent sur leur trajet et à des distances très rapprochées des épaississements fusiformes ou arrondis, tels qu'on en trouve souvent sur les prolongements cylindraxils, notamment sur les fibres nerveuses de la couche interne. De plus, comme les prolongements cylindraxils, ils émettent des branches collatérales fines, grêles, longues et moniliformes qui finissent par des arborisations libres. Enfin ils se distinguent de ce que l'on est convenu d'appeler prolongements protoplasmatiques par l'absence de branches collatérales courtes et irrégulières.

De quelle nature sont ces prolongements périphériques?

Ramon y Cajal considère les grosses branches comme des prolongements protoplasmatiques, et les petites collatérales qui en partent comme des cylindres-axes surnuméraires et accessoires. L'existence dans les lobes optiques de cellules nerveuses pourvues d'un grand nombre de prolongements cylindraxils ne serait pas un fait étrange, et ne constituerait nullement un fait isolé; d'après le professeur de Barcelone, ces cellules existent dans la substance gélatineuse de la moelle épinière(1) et dans les couches les plus externes de l'écorce cérébrale(2). Malgré cela, nous sommes cependant porté à considérer ces grosses branches, aussi bien que les collatérales qui en partent, comme des prolongements protoplasmatiques. Leurs contours lisses et nettement tranchés, les varicosités qui existent sur leur trajet et l'absence de courtes branches collatérales ne sont pas à nos yeux des caractères suffisants pour qu'on leur reconnaisse la nature de prolongements nerveux. Car ces mêmes caractères se retrouvent souvent sur des prolongements dont la nature protoplasmatique n'est pas douteuse, notamment sur les tiges périphériques des cellules nerveuses optiques décrites plus haut, fig. 2. Quant aux collatérales qui en partent, elles sont, il est vrai, longues et grêles, mais elles ne nous ont jamais présenté le caractère cylindraxil que Ramon y Cajal leur donne dans ses figures.

En attendant de nouvelles recherches, nous considérons donc ces prolongements des cellules internes comme des prolongements protoplasmatiques d'une conformation spéciale, due uniquement, à notre avis, à leur

(1) Ramon y Cajal : *La substancia gelatinosa de Rolando;* Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, 20 août, 1892.

(2) Ramon y Cajal : La Cellule, t. VII, 1891.

longueur considérable. Ils se terminent librement entre les ramifications rétiniennes et ont, sans aucun doute, pour fonction de recueillir, dans cette couche externe, l'ébranlement nerveux amené par un grand nombre de fibres rétiniennes, et de le transmettre par voie cellulipète au corps cellulaire dont ils émanent. Il faut, en effet, que nous soyons renseignés, à un moment donné, non seulement sur la nature de l'excitation amenée par quelques fibres rétiniennes voisines, ce qui peut se faire par les cellules nerveuses optiques du 1r et du 3e type, mais aussi sur la nature de l'excitation qui tombe sur des endroits très écartés de la rétine. Cette fonction pourrait être dévolue, au moins en partie, aux cellules nerveuses internes que nous venons de décrire; en effet leurs ramifications périphériques plongent à la fois dans plusieurs points différents de la couche externe.

Ces cellules nerveuses nous paraissent aussi importantes à un autre point de vue. Nous avons parlé plus haut de l'hypothèse émise par Ramon y Cajal et par nous, d'après laquelle les prolongements protoplasmatiques auraient une conduction cellulipète et les prolongements cylindraxils une conduction cellulifuge, hypothèse de la *polarisation dynamique*, comme l'appelle Ramon y Cajal. Cette hypothèse parait se vérifier dans tous les cas connus jusqu'ici. Les cellules des ganglions spinaux nous paraissaient seules faire exception, ainsi que nous l'avons fait remarquer dans un autre travail. Dans ces cellules, en effet, la conduction est cellulipète dans le prolongement périphérique, et celui-ci a toujours été considéré comme un prolongement cylindraxil.

La gravité de cette objection n'a pas échappé à Ramon y Cajal; il la discute longuement dans son dernier travail. Pour maintenir l'hypothèse de la polarisation dynamique des éléments nerveux, Ramon y Cajal ne trouve que deux alternatives, entre lesquelles il ne se prononce pas. On peut considérer les cellules des ganglions rachidiens comme appartenant à un système spécial, dans lequel il y a absence complète de différentiation entre les divers prolongements; les éléments de ce système possèdent un seul prolongement qui n'est ni un cylindre-axe, ni une tige protoplasmatique; en réalité il remplit les fonctions des deux. Si une branche de cette tige unique se dirige vers une surface sensible, elle représentera l'expansion protoplasmatique; si elle se dirige au contraire vers les centres, elle remplira l'office de prolongement nerveux. Les cellules des ganglions rachidiens seraient alors comparables aux cellules nerveuses des invertébrés, qui sont toutes unipolaires, ainsi que Retzius vient de le démontrer pour les crusta-

cés et les vers, et pour lesquelles la direction du mouvement dans chaque rameau de la tige unique dépend exclusivement de son point d'application. Mais cette hypothèse nous parait inadmissible.

Il existe, il est vrai, des différences morphologiques assez considérables entre les cellules nerveuses des ganglions spinaux et les cellules nerveuses de l'axe cérébro-spinal. Mais il s'en faut qu'elles soient suffisantes pour nous autoriser à considérer avec Ramon y Cajal les cellules des ganglions spinaux comme constituant une espèce nerveuse spéciale (una especie nerviosa aparte). Les recherches récentes de v Lenhossek sur les nerfs sensibles du *Lumbricus* le prouvent suffisamment. Ici, en effet, les ganglions spinaux font absolument défaut; mais les cellules nerveuses de ces ganglions sont éparpillées entre les cellules épithéliales de l'épiderme, et elles présentent les mêmes caractères morphologiques que les cellules sensorielles de la muqueuse olfactive des vertébrés. Et ce qui démontre que ces cellules nerveuses intra-épithéliales du lombric représentent les cellules des ganglions rachidiens des vertébrés, c'est que le prolongement cylindraxil interne, arrivé dans la chaine ganglionnaire, se bifurque en un rameau ascendant et un rameau descendant qui finissent librement.

Les cellules nerveuses des ganglions rachidiens des vertébrés sont donc. comparables aux cellules nerveuses sensorielles de la muqueuse olfactive. Si l'hypothèse de la polarisation dynamique des éléments nerveux ne s'appliquait pas à ces cellules rachidiennes, elle serait fausse.

Mais il n'en est pas ainsi. Elle s'applique parfaitement aux cellules bipolaires de la muqueuse olfactive et aux cellules de la rétine. Elle s'applique aussi aux cellules nerveuses intra-épithéliales du lombric. Pour la rendre applicable aux cellules des ganglions spinaux des vertébrés, il suffit de considérer le prolongement périphérique comme un prolongement protoplasmatique; mais un prolongement protoplasmatique d'une longueur considérable, et qui, précisément à cause de sa grande longueur, s'est entouré d'un manteau protecteur de myéline. Telle est la seconde hypothèse posée par Ramon y Cajal.

Les cellules nerveuses de la zone ganglionnaire du toit optique des oiseaux semblent apporter à cette manière de voir un appui considérable. Elles peuvent être considérées comme formant un stade intermédiaire entre une cellule nerveuse ordinaire et la cellule unipolaire ou bipolaire des ganglions rachidiens. Ici, en effet, nous voyons des prolongements manifestement protoplasmatiques prendre plusieurs des caractères d'un prolongement

cylindraxil, et cela uniquement parce que ces prolongements protoplasmatiques atteignent une longueur considérable. Qui oserait affirmer que, si ces prolongements périphériques devaient s'allonger encore, ils ne prendraient pas *tous* les caractères d'un prolongement nerveux? C'est ce qui s'est fait peut-être pour le prolongement périphérique des cellules rachidiennes, comme cela a lieu d'ailleurs pour le prolongement cylindraxil de tout élément nerveux; ce prolongement a, en effet, présenté, au commencement de son développement, au moins les caractères extérieurs d'un prolongement protoplasmatique.

Malgré leurs caractères morphologiques particuliers, ces prolongements ne rentrent pas moins dans le groupe des prolongements protoplasmatiques, si non par leur *structure* : comme cylindre-axes de fibres nerveuses périphériques, ces prolongements primitivement protoplasmatiques ont dû subir une différentiation profonde, du moins par leur *fonction*, car ils conservent toujours la conduction cellulipète.

D'ailleurs, les recherches de Ramon y Cajal et les nôtres sur les ganglions rachidiens des vertébrés nous ont appris que, pour la plupart des cellules, il existe une différence morphologique entre le prolongement central et le prolongement périphérique; le premier est très souvent beaucoup plus grêle que le second. Les réductions que nous avons obtenues tout récemment dans le ganglion plexiforme du pneumogastrique chez un chien de trois semaines nous ont montré que là le fait était constant. Les cellules de ce ganglion sont très volumineuses et émettent une tige unique grosse et irrégulière. A une distance variable du corps cellulaire, cette tige ne présente pas une véritable bifurcation, mais abandonne un prolongement interne fin, grêle, à contours nets et lisses, qui rentre dans l'axe cérébrospinal et qui, *morphologiquement*, ne peut être que le prolongement cylindraxil. La tige unique reste grosse et irrégulière, traverse le ganglion plexiforme et devient le cylindre axe de la fibre périphérique. Ce prolongement a tous les caractères des prolongements périphériques des cellules internes du lobe optique; on peut donc le considérer, même morphologiquement, comme un prolongement protoplasmatique.

La division des prolongements d'une cellule nerveuse en protoplasmatiques et cylindraxils, pour être applicable à un grand nombre de cellules, peut donc, dans certaines circonstances, devenir défectueuse. On doit en chercher la raison dans l'insuffisance de nos connaissances au moment où l'on a établi cette division. Il serait peut-être plus conforme à la réalité

d'admettre une division nouvelle, basée non sur leur structure, mais sur leur fonction de conduction. On pourrait alors distinguer les prolongements d'un élément nerveux en *prolongements à conduction cellulipète* et *prolongements à conduction cellulifuge* (1).

3° Dans la partie externe de la couche moyenne on trouve encore des éléments nerveux volumineux, à corps cellulaire fusiforme, pourvus de deux prolongements protoplasmatiques partant des pôles de la cellule et d'un prolongement cylindraxil qui va devenir une fibre nerveuse centrale. Les prolongements protoplasmatiques sont très longs; l'interne, plus grêle, s'étend jusque dans la zone des fibres centrales, tandis que l'externe, plus gros, se termine dans la couche des fibres optiques périphériques. Ces cellules se réduisent avec la plus grande facilité. RAMON Y CAJAL les a décrites en insistant surtout sur le lieu d'origine du prolongement cylindraxil. Mais, d'après sa description et les figures qui l'accompagnent, les deux prolongements protoplasmatiques seraient dépourvus de branches collatérales. Il n'en est pas ainsi sur nos préparations.

Dans toutes, ces prolongements y sont au contraire très nettement ramifiés. Les ramifications de la tige périphérique présentent même une certaine disposition typique : elles sont longues et nombreuses dans le voisinage des cellules nerveuses optiques du 1r type; elles manquent presque d'une façon constante au niveau de la zone granuleuse externe, pour redevenir nombreuses dans la couche des fibres rétiniennes; à cet endroit, d'ailleurs, la tige périphérique finit par un grand nombre de branches terminales, FIG. 1, 3 et 13. Il est à remarquer que ces ramifications sont surtout développées là où elles peuvent venir en contact avec des ramifications cylindraxiles : les externes avec les arborisitions rétiniennes, les internes avec le cylindre-axe court des éléments nerveux de la zone granuleuse. Souvent aussi ce prolongement périphérique finit par une arborisation horizontale, au niveau même où se terminent les fibres rétiniennes profondes. Le prolongement protoplasmatique interne, souvent double, est riche aussi en ramifications latérales, qui s'entrecroisent avec les collatérales des prolongements cylindraxils des cellules optiques placées plus haut, ainsi qu'avec les ramifications des prolongements nerveux des éléments à cylindre-axe court.

(1) Nous tenons à faire remarquer que l'expression *cellulifuge* (cellulifugal) a été employée pour la première fois par KÖLLIKER pour indiquer la direction du mouvement nerveux dans le prolongement cylindraxil des cellules radiculaires et des cellules des cordons : *Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems : Das Rückenmark*; Separat Abd. aus : Zeitschr. f. wiss. Zool., 1890, p. 36.

Le prolongement cylindraxil ne naît pas du corps cellulaire; on le voit constamment partir du prolongement protoplasmatique périphérique, à une distance quelquefois considérable du corps cellulaire. A partir de son origine, il se recourbe sur lui-même, redescend parallèlement à l'élément nerveux dont il provient, traverse la couche moyenne en émettant de nombreuses collatérales et, enfin, devient une fibre nerveuse de la couche blanche interne.

Nous avons vu quelquefois ce prolongement cylindraxil prendre d'abord un trajet ascendant, et se recourber seulement sur lui-même dans les parties internes de la couche périphérique, FIG. 7,*d*. Le détail suivant nous a frappé par sa constance : la tige périphérique, aussi longtemps qu'elle n'a pas donné naissance au prolongement cylindraxil, n'émet pas de branches collatérales.

4° Enfin, on trouve encore à tous les niveaux de la couche moyenne des éléments nerveux triangulaires et fusiformes, à direction oblique ou horizontale, pourvus de prolongements protoplasmatiques divergents, qui s'entrelacent par leurs ramifications terminales avec les arborisations rétiniennes et d'un prolongement cylindraxil, qui deviendra une fibre constitutive de la couche interne, FIG. 1, *h*, 5, *a*, 7. Comme les cellules nerveuses de la zone ganglionnaire, elles ont probablement pour fonction de recueillir l'ébranlement nerveux dans des arborisations rétiniennes très éloignées l'une de l'autre.

b) Cellules nerveuses optiques à cylindre-axe périphérique.

Ces cellules ont été découvertes par RAMON Y CAJAL. Elles prédominent surtout dans la moité externe de la couche moyenne. Ce sont des éléments à corps cellulaire petit et fusiforme, duquel part un prolongement périphérique long et épais. Ce prolongement traverse la couche moyenne. Tantôt il se termine par une touffe de branches horizontales au niveau des arborisations rétiniennes profondes, FIG. 11, *a* et *b*; tantôt il pénètre profondément dans cette couche externe pour finir en dessous des fibres nerveuses périphériques. Seulement, dans ce dernier cas, il émet au niveau de la quatrième zone d'arborisations rétiniennes un grand nombre de collatérales courtes et irrégulières, FIG. 11, *c* et *d*. Quelquefois cependant il traverse cette zone sans donner de collatérales, FIG. 11, *e*.

Mais ce qui imprime à ces cellules nerveuses un caractère spécial et leur donne une importance considérable, c'est la façon dont se comporte le

prolongement cylindraxil. De même que dans les cellules décrites plus haut, le prolongement nerveux naît de la tige protoplasmique périphérique sous un angle très aigu, à une distance considérable du corps cellulaire. Mais, au lieu de se recourber sur lui-même pour descendre dans la couche blanche interne, il présente un trajet ascendant et pénètre dans la couche externe qu'il traverse dans toute sa hauteur ; c'est alors seulement qu'il se recourbe à angle droit sur lui-même et devient une fibre constitutive de la zone des fibres rétiniennes, FIG. **11**. Dans ses recherches sur la structure de la rétine des oiseaux, RAMON Y CAJAL a trouvé des arborisations libres dans la couche des grains internes. Il pense que ces arborisations ne sont autres que les ramifications terminales du prolongement cylindraxil des cellules nerveuses que nous venons de décrire.

Cela est fort probable; néanmoins jusqu'ici on n'a pas encore pu poursuivre directement un de ces prolongements cylindraxils jusque dans les couches de la rétine. La démonstration du fait n'a donc pas été fournie.

D'après RAMON Y CAJAL, ce prolongement nerveux ascendant, arrivé au niveau des arborisations rétiniennes profondes, fournit elle-même une riche arborisation transversale, aplatie et comme frisée, s'étalant dans l'épaisseur de cette couche; les deux cellules qu'il représente dans sa FIG. 2 en sont pourvues. Sur les nombreuses cellules de ce type que nous avons eues sous les yeux, nous n'avons jamais vu cette arborisation collatérale naître du cylindre-axe, mais toujours du prolongement protoplasmatique voisin soit comme arborisation collatérale, soit comme arborisation terminale. Le prolongement cylindraxil ne fournit le plus souvent à ce niveau que quelques rares et courtes branches collatérales. Quelquefois même ce prolongement ne naît de la tige protoplasmatique que dans la couche externe, FIG. **11**, *f*.

Si l'hypothèse se confirme que les prolongements protoplasmatiques forment l'appareil de perception du mouvement et le prolongement cylindraxil son appareil d'application, nous pouvons conclure au rôle que joue une cellule nerveuse par le simple examen de sa structure morphologique. Pour les cellules qui nous occupent, il est évident que la tige protoplasmatique périphérique est la seule importante ; n'étant en contact qu'avec les ramifications rétiniennes, elle ne peut transmettre à la cellule nerveuse et à son prolongement cylindraxil que l'ébranlement nerveux amené par les fibres rétiniennes. Les cellules nerveuses à cylindre-axe long et périphérique auraient donc pour principale fonction de renseigner les cellules nerveuses

de la rétine sur la nature et l'intensité des ébranlements amenés par les fibres rétiniennes.

Cependant le prolongement cylindraxil de toutes ces cellules nerveuses ne se comporte pas de la même façon. Pour un grand nombre de cellules il est manifeste qu'il reste tout entier dans le lobe optique; il finit alors par un grand nombre de ramilles terminales, soit au niveau de la première rangée des cellules nerveuses optiques, FIG. 10, *b*, *c* et *f*, soit entre les fibres rétiniennes profondes, FIG. 10, *a* et *d*, soit même immédiatement en dessous des fibres nerveuses périphériques, FIG. 10, *h*. Sur cette même figure, nous avons représenté, en *i* et *j*, des ramifications terminales de deux prolongements cylindraxils, dont nous ne connaissons pas les cellules d'origine. Selon toute probabilité, elles proviennent de cellules nerveuses du même type que celles que nous venons de décrire.

Ce mode de terminaison du prolongement cylindraxil peut faire supposer l'existence, dans la couche externe, de cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil pénétrerait directement dans la couche des fibres nerveuses périphériques; ces cellules seraient ainsi interposées entre les cellules nerveuses optiques à cylindre-axe périphérique et les éléments nerveux de la rétine. De nouvelles recherches sont nécessaires pour élucider ce point.

D'après RAMON Y CAJAL, ce sont là les seules cellules nerveuses qui envoient leur prolongement cylindraxil dans la bandelette optique. Ce sont aussi les seuls éléments dont nous avons vu le prolongement nerveux se couder pour entrer dans la zone des fibres nerveuses périphériques. Cependant, en dehors de ces cellules, nous avons trouvé quelquefois dans la zone granuleuse, voisine des fibres rétiniennes, des cellules nerveuses fusiformes pourvues de prolongements protoplasmatiques se ramifiant dans cette couche externe et d'un prolongement cylindraxil qui, né du pôle interne de la cellule, se recourbe sur lui-même et traverse toute l'épaisseur de la couche externe jusque contre les fibres périphériques. Malheureusement, la réduction n'était pas complète; de sorte que nous ignorons si, oui ou non, ce prolongement va devenir une fibre constitutive de la bandelette optique. Nous avons représenté deux de ces cellules dans la FIG. 7, *a*.

Des cellules à cylindre-axe périphérique se remarquent encore au niveau de la première rangée de cellules nerveuses optiques ou immédiatement en dessous : témoins les cellules *b* et *c* de la FIG. 6. Mais nous n'avons pu poursuivre le prolongement nerveux que jusque vers le milieu

de la couche externe. Non pas qu'il trouvât là sa terminaison, mais parce qu'il avait été sectionné par le rasoir. Ces cellules nerveuses ont un caractère commun avec les éléments dont le prolongement cylindraxil a été poursuivi par Ramon y Cajal et par nous jusque dans la couche des fibres périphériques : elles sont dépourvues de prolongements protoplasmatiques internes, mais riches en prolongements externes qui se ramifient abondamment et se terminent librement dans la couche externe dans laquelle elles s'enlacent avec les ramifications des fibres rétiniennes.

B. *Cellules nerveuses à cylindre-axe court.*

a) *Cellules nerveuses à cylindre-axe court et descendant.*

Ces cellules existent en abondance dans la zone granuleuse externe de la couche moyenne, zone que nous avons indiquée dans toutes nos figures par deux lignes ponctuées parallèles. D'un corps cellulaire petit et fusiforme partent des branches protoplasmatiques périphériques, qui se terminent dans la couche externe, et un prolongement nerveux central très grêle et très délicat. Celui-ci se dirige en dedans et se termine par un grand nombre de branches longues et grêles, horizontales et verticales, finissant librement entre les ramifications protoplasmatiques des cellules nerveuses optiques du 1r et du 3e type. Ces éléments servent probablement à transmettre à la fois à un grand nombre de cellules optiques l'ébranlement amené par une fibre rétinienne. Nous avons représenté dans la FIG. 9 trois de ces cellules. Elles ont été décrites par Ramon y Cajal comme éléments constitutifs de sa 8e couche. Dans cette zone granuleuse, elles se trouvent mêlées à des cellules optiques et à un grand nombre d'éléments neurogliques.

Les éléments nerveux à cylindre-axe court et descendant n'existent pas seulement dans la zone granuleuse externe; on en trouve aussi dans la profondeur de la couche moyenne : témoin la cellule *c* de la FIG. 7.

b) *Cellules nerveuses à cylindre-axe court et ascendant.*

Nous avons représenté dans la FIG. 3 un élément à cylindre-axe court et ascendant, provenant de la partie moyenne de la couche des cellules nerveuses optiques. Comme cette figure le montre, le corps cellulaire est petit et pourvu seulement de trois petites branches protoplasmatiques. Du sommet externe part un prolongement cylindraxil qui se résout en

un grand nombre de ramilles horizontales et descendantes, se terminant librement entre les ramifications collatérales des cellules nerveuses optiques. Ces cellules ressemblent complétement à celles décrites par Golgi, Martinotti et Ramon y Cajal dans la couche corticale grise du cerveau.

Des éléments appartenant au même type, mais d'une conformation quelque peu spéciale, ont été représentés dans la fig. 4. Le corps cellulaire présente quelques prolongements protoplasmatiques périphériques et un cylindre-axe qui, arrivé en dessous de la zone granuleuse, se rencourbe, devient horizontal pour se terminer bientôt librement à quelque distance du corps dont il émane.

Outre ces éléments nerveux que l'on peut ranger facilement dans l'un ou l'autre des quatre groupes cellulaires que nous venons de décrire, on trouve encore dans la couche moyenne des cellules nerveuses à cylindre-axe long, mais à direction *horizontale*. Pour la cellule représentée dans la fig. 10, *k*, nous avons pu poursuivre le prolongement nerveux sur une longueur considérable. Il conservait toujours sa direction primitive et n'émettait pas de branches collatérales. Ces mêmes cellules ont été vues par Ramon y Cajal ; pas plus que lui, nous ne pouvons dire ce qu'il advient de leur prolongement cylindraxil.

Plusieurs particularités compliquent notablement la structure de la couche moyenne, ce sont :

1° Les prolongements protoplasmatiques longs et variqueux qui proviennent des cellules volumineuses internes. Nous avons représenté dans la partie droite de la fig. 12 quelques-uns de ces prolongements, tels que nous les avons vus dans un grand nombre de nos préparations.

2° Les collatérales qui proviennent des fibres nerveuses de la couche interne se divisent et se subdivisent dans la couche moyenne, pour se terminer librement entre les arborisations rétiniennes, fig. 13. Il nous a été impossible de vérifier si ces collatérales proviennent de prolongements cylindraxils des cellules nerveuses optiques de la couche moyenne, ou bien de fibres nerveuses venues d'un endroit inconnu de l'axe cérébro-spinal et se terminant dans les lobes optiques.

3° Les ramifications terminales de fibres nerveuses qui proviennent de la substance blanche interne. Dans la partie gauche de la fig. 12 se trouvent reproduites deux de ces fibres que l'on voit sortir de la couche interne en se coudant à angle droit sur elles-mêmes. Elles pénètrent dans la couche moyenne, où elles subissent des divisions répétées, et se terminent

enfin par un grand nombre de branches dans les parties profondes de la couche externe. Ces fibres sont, sans aucun doute, les prolongements cylindraxils de cellules nerveuses dont nous ignorons le lieu d'origine. Elles ont été signalées aussi par Ramon y Cajal et représentées dans sa fig. 4.

4° Enfin quelques éléments de neuroglie à corps cellulaire petit, d'où partent des prolongemeuts longs, grêles et d'un diamètre uniforme, qui se terminent dans la couche externe, fig. 7.

III. COUCHES DES FIBRES OPTIQUES CENTRALES.

Cette couche a une structure très simple. Elle est formée de fibres nerveuses dont l'origine est double : les unes, les plus nombreuses, ne sont que les prolongements cylindraxils des cellules nerveuses optiques que l'on trouve à tous les niveaux de la couche moyenne. Il est facile de s'en convaincre sur des préparations quelque peu réussies. Les autres,. en petit nombre, ne naissent pas du lobe optique, mais y trouvent au contraire leur terminaison.

Entre ses fibres se trouvent encore quelques cellules nerveuses identiques aux cellules de la zone ganglionnaire de la couche moyenne.

La couche interne est limitée en dedans par une série régulière de cellules épithéliales qui forment l'épithélium épendymaire. Ces cellules présentent un prolongement périphérique qui traverse toute l'épaisseur du lobe optique pour aller se terminer par un épaississement conoïde à la limite externe de la zone des fibres superficielles, fig. 13, *p*. Ce prolongement ne porte que quelques petites branches collatérales irrégulières près du corps cellulaire, et s'infléchit légèrement au moment où il traverse les fibres optiques superficielles, fig. 13.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

De l'étude que nous venons de faire de la structure des lobes optiques de l'embryon de poulet, nous pouvoûs tirer deux séries de conclusions.

I.

Au point de vue *morphologique*.

On peut distinguer dans le lobe optique de l'embryon de poûlet du 18e au 20e jour d'incubation trois couches, plus ou moins distinctes, qui corres-

pondent assez bien aux trois couches que nous avons admises dans le bulbe olfactif des vertébrés (1).

1° *La couche des fibres rétiniennes*, où viennent se terminer par des arborisations libres et à des niveaux différents (ordinairement quatre), la plupart des fibres nerveuses de la bandelette optique, en même temps que les ramifications terminales des prolongements protoplasmatiques périphériques de toutes les cellules nerveuses optiques de la couche moyenne. Entre ces arborisations rétiniennes et ces ramifications protoplasmatiques, on trouve des cellules nerveuses à cylindre-axe descendant. Pour les unes, le cylindre-axe est court et se termine dans les parties superficielles de la couche moyenne; pour les autres, le cylindre-axe est long et se continue quelquefois avec une fibre optique centrale de la couche interne.

Outre les cellules de neuroglie, on trouve dans cette couche des cellules volumineuses à direction horizontale, dont nous ignorons la destinée du prolongement cylindraxil.

La couche des fibres rétiniennes correspond à la couche des fibrilles olfactives du bulbe olfactif des mammifères, avec cette différence que, dans le lobe olfactif, la rencontre des fibrilles avec les prolongements protoplasmatiques des cellules mitrales se fait dans les glomérules.

2° *La couche des cellules nerveuses optiques*, formée essentiellement de cellules qui toutes envoient leurs prolongements protoplasmatiques entre les arborisations rétiniennes de la couche externe. Le prolongement nerveux des cellules à cylindre-axe long se rend, tantôt dans la couche interne, où il va devenir une fibre nerveuse optique centrale; tantôt dans la couche externe où il va devenir une fibre optique périphérique et pénétrer, probablement, jusque dans les couches profondes de la rétine. Les cellules à cylindre-axe interne correspondent aux cellules mitrales du bulbe olfactif; celles à cylindre-axe externe n'y ont pas été signalées jusqu'ici.

Les cellules nerveuses à cylindre-axe court appartiennent aussi à deux groupes distincts, suivant que leur prolongement nerveux est périphérique ou central. Des éléments à cylindre-axe court périphérique ont seuls été signalés dans le bulbe olfactif des vertébrés.

On ignore la destinée du prolongement cylindraxil des éléments à cylindre-axe horizontal.

---

(1) A. Van Gehuchten et I. Martin. *Le bulbe olfactif chez quelques mammifères*; La Cellule, t. VII, fasc. 2, 1891.

3° *La couche des fibres optiques centrales* est formée essentiellement de fibres nerveuses dont l'origine est double. Tantôt elles proviennent des cellules nerveuses optiques de la couche moyenne, comme les fibres nerveuses de la couche interne du bulbe olfactif proviennent des cellules mitrales; tantôt elles ont une origine inconnue et viennent se terminer dans les deux couches externes. Ramon y Cajal admet aussi l'existence de pareilles fibres dans le bulbe olfactif des mammifères. Dans les recherches que nous avons faites avec Martin nous n'avons pu les retrouver.

Cette couche est limitée par l'épithélium épendymaire.

4° Du fait que les fibres du nerf optique se terminent librement dans la couche externe du lobe se dégage une conclusion importante : contrairement à ce qu'on avait toujours cru jusqu'ici, le nerf optique n'a pas son origine dans le lobe optique, mais bien sa terminaison.

II.

Au point de vue *physiologique* ou *fonctionnel*.

1° La transmission de l'ébranlement nerveux des fibres rétiniennes aux cellules nerveuses optiques ne se fait par continuité, mais par contact.

2° Cette transmission a lieu entre les ramifications terminales du prolongement cylindraxil des cellules nerveuses de la rétine et les ramifications protoplasmiques des cellules nerveuses optiques.

3° Les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses optiques participent donc à la fonction de conduction, aussi bien que le prolongement cylindraxil.

4° Les rapports qui existent entre les divers prolongements des éléments nerveux des lobes optiques semblent confirmer l'hypothèse que les prolongements protoplasmatiques ont une conduction cellulipète, et le prolongement cylindraxil une conduction cellulifuge.

5° Au point de vue des rapports qui existent entre les éléments optiques et les éléments rétiniens, les cellules de la couche moyenne du lobe peuvent être rangées en deux groupes :

a) Dans le premier groupe rentrent toutes les cellules optiques qui n'ont qu'un seul prolongement protoplasmatique périphérique. Elles prédominent surtout dans la moitié externe de la couche moyenne. Par ce prolongement unique les cellules ne peuvent recevoir l'ébranlement nerveux que d'*un petit nombre* de fibres rétiniennes *voisines* : soit que ces fibres


fig. 1
fig. 2
fig 3
fig. 4
fig. 5
A. Van Gehuchten ad nat del.
F Giele s.

Planche II

fig. 6

fig. 7

fig 8

fig 9

F Fiele sc

viennent directement en contact avec les ramifications terminales du prolongement protoplasmatique de la cellule elle-même; soit qu'elles transmettent l'ébranlement nerveux à une cellule à cylindre-axe court et, par celle-ci, aux prolongements protoplasmatiques des cellules optiques (prolongements nés de la base des cellules pour les éléments du 1[r] type, branches collatérales émises dans la couche moyenne par la tige protoplasmatique périphérique pour les éléments du 3[e] type)

Chaque cellule nerveuse optique de ce groupe peut donc transmettre au cerveau soit l'excitation amenée par une seule fibre rétinienne, soit l'excitation amenée par *plusieurs* fibres rétiniennes, mais seulement par des fibres *voisines*.

b) Dans le second groupe rentrent toutes les cellules nerveuses optiques voisines de la couche interne (zone ganglionnaire de Ramon y Cajal) et, en outre, un grand nombre d'éléments nerveux éparpillés dans la couche moyenne. Ces cellules sont pourvues de prolongements protoplasmatiques divergents, se terminant tous dans la couche externe à des distances considérables l'un de l'autre. Chacun de ces éléments vient donc toujours en contact avec un *grand nombre* de fibres rétiniennes, et qui peuvent être *très distantes* l'une de l'autre.

Les éléments du premier groupe peuvent servir à nous renseigner sur la nature de l'excitation produite sur un point limité de la rétine. Ceux du second servent peut-être à nous instruire sur la nature des excitations tombées sur des points très éloignés de la rétine; ils nous permettraient ainsi de comparer ces excitations entre elles.

6° L'impression amenée par une seule fibre du nerf optique — venant donc d'une excitation très localisée de la rétine — peut être transmise aux centres optiques plus élevés soit par une, soit par plusieurs cellules optiques. Par une, quand l'arborisation rétinienne ne vient en contact qu'avec les ramifications terminales d'un seul élément de la couche moyenne. Par plusieurs, quand l'arborisation rétinienne se met en contact avec des prolongements protoplasmatiques différents; ou bien quand une fibre rétinienne transmet l'ébranlement nerveux à une ou plusieurs cellules à cylindre-axe court et, par celles-ci, à un nombre considérable de cellules optiques.

Les éléments nerveux à cylindre-axe court (cellules sensitives de Golgi) auraient donc dans les lobes pour principale fonction de transmettre à la fois à plusieurs cellules optiques l'ébranlement amené par une seule fibre rétinienne.

7° L'excitation transmise au lobe par un nombre considérable de fibres rétiniennes, à la suite d'une excitation très étendue de la rétine, peut être amenée aux centres optiques supérieurs par une double voie :

a) Par toutes les cellules nerveuses optiques qui recevront l'ébranlement nerveux des fibres rétiniennes avec lesquelles elles sont en contact; cette excitation étendue de la rétine se décomposera donc en un grand nombre d'excitations localisées.

b) Par les cellules nerveuses du second groupe, qui amèneront par un seul prolongement cylindraxil au centre optique supérieur la résultante des excitations produites à des points différents de la rétine.

8° Il existe entre la rétine et les centres optiques supérieurs, dans lesquels vont se terminer les prolongements cylindraxils des cellules optiques du lobe, une série ininterrompue d'éléments à prolongement nerveux central, se transmettant l'un à l'autre l'excitation périphérique. Voici quels sont les différents anneaux de cette chaîne :

Les cônes et batonnets de la rétine (Ramon y Cajal).

Les cellules bipolaires de la rétine "

Les cellules ganglionnaires de la rétine "

(Quelquefois les cellules nerveuses optiques à cylindre-axe court).

Les cellules nerveuses optiques.

Les centres optiques supérieurs, c'est-à-dire les ganglions optiques du lobe ou, probablement, l'écorce cérébrale dans un endroit encore inconnu.

Comme Ramon y Cajal l'a fait remarquer, dans tous ces éléments l'ébranlement nerveux est reçu par les prolongements protoplasmatiques, et transmis par le prolongement cylindraxil.

9° Entre la rétine et les centres optiques supérieurs il existe encore une autre série ininterrompue d'éléments nerveux à prolongement cylindraxil périphérique, transmettant l'ébranlement nerveux non de la périphérie au centre, mais du centre à la périphérie. Les différents éléments de cette voie centrifuge sont les suivants :

a) Les éléments nerveux dont nous ignorons le siège, mais dont le prolongement cylindraxil vient se terminer dans la couche moyenne et dans la couche externe.

b) Les éléments nerveux à cylindre-axe court et périphérique de la couche moyenne.

c) Probablement les cellules nerveuses de la couche moyenne dont le prolongement cylindraxil devient une fibre nerveuse du nerf optique et va se terminer dans les couches profondes de la rétine.

d) Peut-être des éléments de la couche moyenne dont le prolongement cylindraxil périphérique remonte dans la couche externe, mais n'a pu être poursuivi jusqu'à présent jusque dans le nerf optique.

10° Entre la rétine et les centres optiques il existe donc une double voie, l'une centripète et l'autre centrifuge.

11° On peut encore admettre l'existence d'une relation en direction centrifuge entre la rétine et le lobe optique lui-même, mais beaucoup plus courte que celle que nous venons de décrire. Les fibres rétiniennes viennent en effet en contact avec les prolongements protoplasmatiques des éléments nerveux de la couche moyenne à cylindre-axe rétinien.

Il serait saus aucun doute prématuré de vouloir attribuer un rôle physiologique quelconque à ces voies centrifuges. Il suffit pour le moment de les avoir signalées, et d'avoir appelé l'attention des observateurs sur ces connexions multiples qui existent entre la rétine et les centres optiques supérieurs.

EXPLICATION DES FIGURES

N. B. Pour rendre nos figures comparables nous les avons dessinées toutes au même grossissement : ZEISS D, 2. Il n'y a d'exception que pour la FIG. **12** qui a été considérablement réduite.

FIG. **1**. Dans cette figure nous avons représenté les arborisations rétiniennes de la couche externe, A, et quelques cellules nerveuses optiques de la couche moyenne, B.

fr. Zone des fibres nerveuses périphériques.

a et *b*. Arborisations superficielles, 1re rangée.

c et *d*. Arborisations profondes, 4e rangée.

e. Arborisations rectangulaires, 3e rangée.

f. Arborisations cuboïdes, 2e rangée.

Les cellules nerveuses optiques sont pourvues d'un prolongement protoplasmatique interne richement ramifié et d'une grosse tige périphérique qui se termine à des niveaux différents de la couche externe, quelquefois par un bouquet horizontal au niveau des arborisations rétiniennes profondes, *k*. Le prolongement cylindraxil naît de la tige périphérique et traverse la couche moyenne en émettant de nombreuses collatérales, *i*.

h. Cellule nerveuse optique à prolongements protoplasmatiques périphériques divergents.

FIG. **2**. Cellules nerveuses optiques à cylindre-axe central formant une rangée continue, souvent double, un peu en dedans de la zone granuleuse indiquée, dans nos figures, par deux lignes ponctuées. Le prolongement protoplasmatique périphérique se termine dans la couche externe où il arrive en contact avec les arborisations rétiniennes. Les nombreuses branches qui naissent des faces latérales et de la base du corps cellulaire s'entrelacent avec les branches des cellules voisines et avec celles des cellules optiques de la FIG. **1**. Le prolongement cylindraxil né de la base émet de nombreuses collatérales, *i*.

FIG. **3**. Deux cellules de la couche moyenne :

a. Cellule nerveuse optique analogue à celle de la FIG. **1**.

b. Cellule à cylindre-axe court et périphérique.

FIG. **4**. Deux éléments nerveux à cylindre-axe court et périphérique de la couche moyenne.

FIG. **5** Différents éléments nerveux de la couche externe :

a. Petites cellules à cylindre-axe long formant la rangée cellulaire externe.

b et *c.* Cellules analogues de la rangée interne et du milieu de la couche externe.

d et *e.* Cellules optiques de la couche externe.

f. Cellules à cylindre-axe court de la zone granuleuse de la couche moyenne.

h. Petite cellule optique de la même zone.

i. Grande cellule optique de la couche moyenne à prolongements protoplasmatiques périphériques nombreux et divergents.

n. Éléments de neuroglie.

FIG. **6.** Différents types de cellules horizontales de la couche externe.

a. Cellule horizontale dont le prolongement cylindraxil se bifurque en une branche ascendante et une branche descendante à une petite distance du corps cellulaire.

b, c, d, e. Cellules horizontales de la couche moyenne. Les cellules *b* et *c* étaient seules pourvues d'un prolongement cylindraxil qui retourne dans la couche externe.

FIG. **7.** Différents éléments nerveux de la couche moyenne :

a. Cellules de la zone granuleuse externe à cylindre-axe périphérique.

b. Grandes cellules optiques horizontales ou obliques pourvues de nombreux prolongements protoplasmatiques périphériques et divergents.

c. Cellule horizontale volumineuse à cylindre-axe descendant.

d. Cellules optiques analogues à celles de la FIG. **1**, mais dépourvues de tige protoplasmatique périphérique. Le prolongement cylindraxil remonte jusque dans la couche externe avant de se recourber pour se rendre à la couche des fibres centrales.

i. Collatérales des prolongements nerveux.

n. Cellules de neuroglie.

FIG. **8.** Cellules nerveuses à cylindre-axe court descendant de la couche externe.

FIG. **9.** Cellules nerveuses à cylindre-axe court descendant de la zone granuleuse de la couche moyenne.

FIG. **10.** Différents types de cellules nerveuses à cylindre-axe long périphérique de la couche moyenne. Dans toutes ces cellules le cylindre-axe se termine dans la couche externe :

a. Entre les arborisations rétiniennes profondes.

b, c et *f.* Entre les cellules optiques externes de la couche moyenne.

d et *e.* Au niveau des arborisations moyennes.

h et *l.* Entre les arborisations rétiniennes superficielles.

i et *j.* Ramifications cylindraxiles de cellules nerveuses probablement analogues aux cellules voisines.

k. Cellule horizontale de la couche moyenne.

m. Cellule horizontale de la couche externe.

n. Cellule de neuroglie.

FIG. **11.** Cellules nerveuses à cylindre-axe long et périphérique qui, arrivé dans la zone des fibres superficielles, se coude pour se rendre probablement à la rétine.

FIG. **12**. *ppr*. Prolongements protoplasmatiques des cellules internes de la couche moyenne.

pcy. Fibres nerveuses de la couche interne qui traversent la couche moyenne, s'y divisent et s'y subdivisent pour se terminer dans la couche externe.

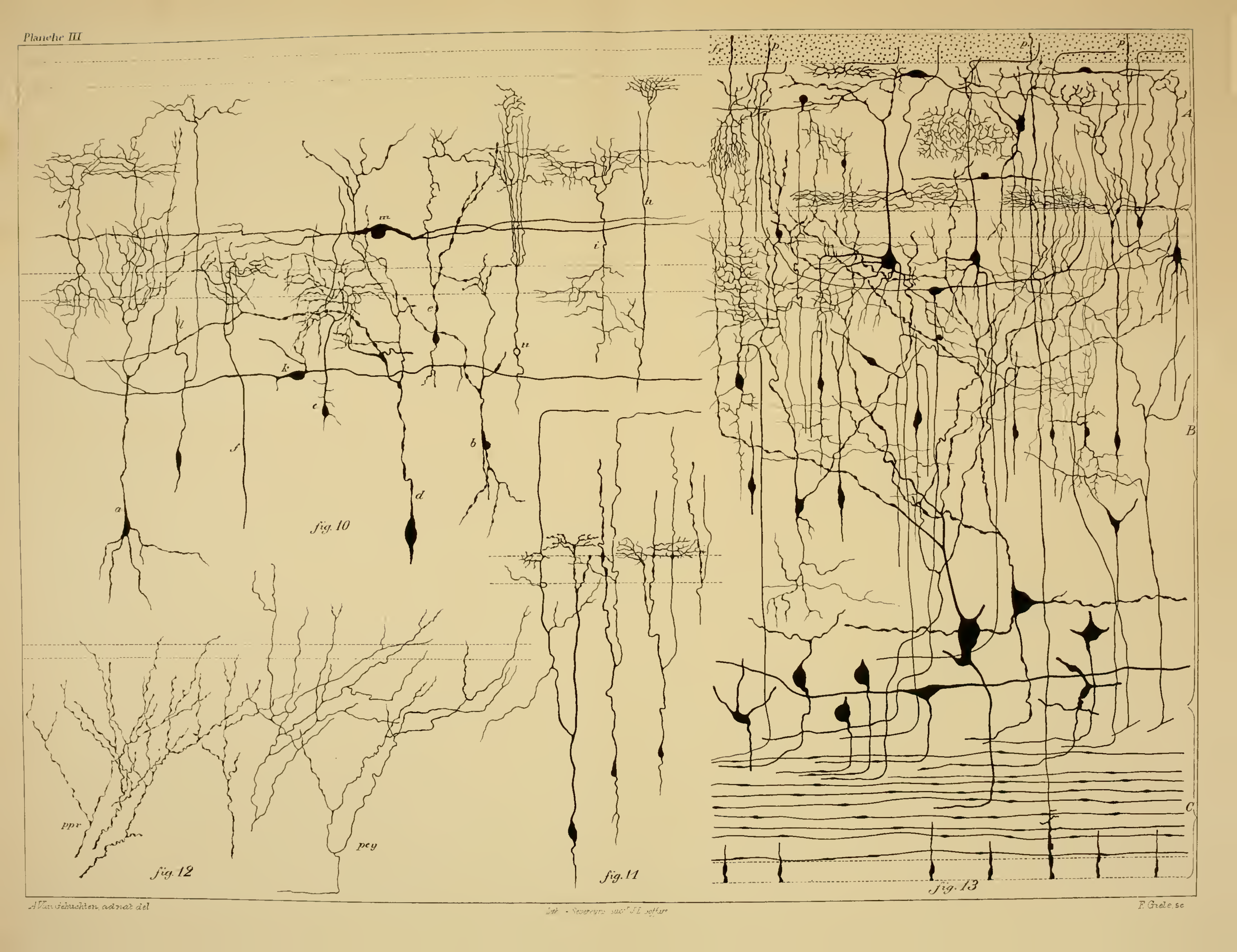
FIG. **13**. Coupe antéro-postérieure du lobe optique d'un embryon de poulet du 18e au 20e jour d'incubation dans laquelle nous avons réuni la plupart des éléments des trois couches.

A. Couche externe avec la zone des fibres nerveuses périphériques, *fr*, les arborisations rétiniennes et les différents éléments nerveux.

B. Couche moyenne des cellules optiques. Nous y avons reproduit deux des cellules volumineuses internes avec tous leurs prolongements.

C. Couche interne des fibres optiques. Les unes ne sont que les prolongements cylindraxils des cellules nerveuses optiques de la couche moyenne, les autres proviennent d'un endroit encore inconnu et viennent se terminer dans le toit optique. En bas et à droite deux tronçons de fibres nerveuses d'où naissent des collatérales ascendantes.

Cette couche est nettement limitée par l'épithélium épendymaire, *ép*.



A. Van Gehuchten, ad nat. del

F. Giele, sc

RECHERCHES

MORPHOLOGIQUES ET CHIMIQUES

SUR LES

GRAINS DE POLLEN

PAR

Ph. BIOURGE
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

(Mémoire déposé le 1er mars 1892).

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET CHIMIQUES

SUR LES

GRAINS DE POLLEN

INTRODUCTION.

Lorsque l'idée nous vint d'aborder cette étude, nous étions persuadé, à la lecture du *Traité de Botanique* de VAN TIEGHEM (Paris, 1884), que le sujet était à peu près épuisé. Hélas! la première préparation nous dérouta complétement.

Nous eûmes recours aux travaux spéciaux les plus récents. Dans son livre de 1889 (1), M. STRASBURGER retire sa théorie de 1882 (2) concernant le rôle de l'épithélium interne du sac pollinique (Tapetenzelle) dans la formation des membranes des grains de pollen. Les cellules en tapis ne prendraient plus part à cette formation, contrairement à ce qu'il avait soutenu tout d'abord, en s'appuyant, semblait-il, sur un grand nombre d'observations précises. D'autre part, dans son *Manuel technique d'Anatomie végétale* (trad. 1886) il énonce sur le pollen des liliacées, etc., des idées absolument contraires à la réalité. En 1887 et 1889, M. MANGIN communiquait à la Société Botanique de France deux notes, dans lesquelles nous avons trouvé des idées neuves sur la composition chimique des membranes du pollen mûr et de ses cellules-mères.

Quelques essais suffirent pour nous montrer que l'auteur de ces notes faisait faire de ce côté un sérieux progrès à la science. Comme, au surplus, il contredit M. STRASBURGER sur les points où nous ne pouvions non plus admettre ses idées, nous avons cru qu'il serait bon de vérifier point par

---

(1) STRASBURGER : *Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhaute.*

(2) STRASBURGER : *Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute.*

point les assertions des deux savants, et d'apporter à la solution des questions en litige notre part d'observation.

Les questions discutées reviennent en définitive à l'existence d'une double paroi complète dans tout pollen : l'exine et l'intine. L'intine, d'après M. Strasburger, n'existerait qu'au niveau des pores dans toute la famille des onagrariées, tandis que dans les liliacées, les amaryllidées, etc., l'enveloppe unique, cutinisée dans sa plus grande moitié, resterait cellulosique au niveau du sillon : ces deux portions joueraient, la première le rôle de l'exine, la seconde, celui de l'intine.

M. Mangin décrit, au contraire, une double membrane dans les deux cas précités et dans beaucoup d'autres encore. Il ne donne malheureusement aucune gravure. Nous espérons qu'il comblera cette lacune dans le mémoire détaillé qu'il annonce dans la note rappelée plus haut.

On trouvera dans Hérail (1) une bibliographie très bien faite de notre sujet. Il sera aisé de constater que, jusqu'à M. Mangin, aucun ouvrage ne cite d'autres substances dans les membranes que la subérine ou la cutine et la cellulose. Nous compléterons la liste précédente à l'aide de la dissertation inaugurale de M. Aug. Œtker. L'auteur se demande si le pollen pourrait servir de caractère différentiel aux familles végétales. Il mesure et décrit cinq ou six cents espèces de pollen; malheureusement encore, ce travail considérable n'est accompagné d'aucune figure.

Au point de vue chimique, nous reconnaissons, avec M. Mangin, quatre groupes de substances fondamentales dans les enveloppes polliniques aux divers stades du développement, à savoir : la subérine ou cutine, la cellulose, les corps pectiques et la callose. Les réactions suivantes caractérisent ces divers types.

Cutine : insolubilité dans l'acide sulfurique concentré, coloration par l'iode en jaune plus ou moins foncé.

La potasse caustique, surtout au 1/10, la colore en jaune, en orangé ou en rose.

Cellulose : solubilité dans la liqueur de Schweitzer, ou dans l'acide sulfurique concentré. Coloration bleue par l'acide phosphorique sirupeux iodé, le bichlorure d'étain ($SnCl_2$) iodé; l'iode et l'acide sulfurique dilué

(1) Hérail : *Organes reproducteurs et formation de l'œuf chez les Phanérogames;* Paris, 1889.
(2) Aug. Œtker : *Zeigt der Pollen*, etc.? Berlin, 1889.

jusqu'au 2/3 et, enfin, le réactif classique, le chloro-iodure de zinc, ou bien, et de préférence, l'iode suivi du chlorure de zinc.

Groupe pectique : coloration nulle par les réactifs iodés de la cellulose; coloration bleu-violacée par le bleu de méthylène neutre ou acétique (1 o/o), orangée par la safranine acétique ou neutre : ces colorations disparaissent par un excès d'acide, par l'alcool, la glycérine; solubilité dans l'oxalate ammonique et, après l'action de l'alcool chlorhydrique, dans tous les sels alcalins; gonflement et solubilité dans l'eau, après l'action prolongée de la potasse diluée (ancienne macération potassique pour la dissociation des tissus végétaux).

Callose : insolubilité dans l'eau, l'alcool, l'acide chlorhydrique, le réactif de SCHWEITZER, même après l'action des acides; coloration nulle ou jaune par les réactifs cellulosiques iodés et faiblement concentrés; solubilité dans la potasse et la soude à 1 o/o, l'acide sulfurique, les chlorures de calcium, d'étain et de zinc concentrés; insolubilité dans l'ammoniaque et dans les carbonates alcalins à froid. Coloration en bleu de ciel par le bleu d'aniline aqueux : ce réactif est très électif; par l'acide rosolique, les azo-benzidines, etc. Ces réactions sont celles du *cal* des tubes cribreux : ce qui a déterminé M. MANGIN à créer le nom de callose.

Dans une note subséquente (1), M. MANGIN donne une classification des couleurs d'aniline au point de vue de leur électivité pour ces diverses matières. Nous les avons essayées pour la plupart, et nous devons avouer que nous n'avons pas été entièrement satisfait de l'essai.

Nous gardons en pratique le bleu de méthylène pour le groupe pectique, comme le plus actif et le plus résistant aux agents chimiques, ainsi que le bleu d'aniline pour la callose. Ce dernier par l'action subséquente de dissolvants alcalins ou acides nous a permis de distinguer plusieurs variétés de cette substance, que nous aurons l'occasion de signaler. Le congoroth se fixe sur la cellulose et la callose; l'action d'un dissolvant de la dernière substance met ensuite en évidence tout ce qui est cellulosique.

L'éosine soluble dans l'eau, ainsi que la nigrosine ne restent fixées, après lavage soigné, que sur les matières azotées. Les mêmes matières se teignent en vert par le bleu de méthylène.

---

(1) MANGIN : Comptes rendus de l'Académie des sciences; Paris, 1889-90.

EXPOSÉ DES RECHERCHES.

I.

Monocotylédonées.

Amaryllis formosissima. Examiné dans l'air à un grossissement de 400 diamètres, le pollen de cette espèce est jaune, allongé, brillant aux deux bouts, où il est facile de constater la présence de pores dans le réseau cutinisé superficiel. Le pli ou sillon non cutinisé est tantôt rectiligne, tantôt brisé, FIG. 1. Dans l'eau, ou mieux l'iodure de potassium iodé, la forme générale devient celle d'un quartier d'orange, dont les faces planes, en dièdre, sont cutinisées. On remarque sur l'arête un renflement très sensible, auquel correspond un détail interne dont nous parlerons plus loin.

Notons dès à présent que le réseau, représenté dans la FIG. 2, recouvre le pollen tout entier, sauf aux pores, qui sont d'ailleurs en dehors du sillon. Seulement la membrane basale de l'exine, ou l'exine interne, n'existe ou plutôt n'est cutinisée que sur les deux faces du dièdre. C'est ce que démontre l'emploi des réactifs. En effet, le bleu de méthylène colore en vert les deux faces du dièdre, accusant ainsi la cutine; et en bleu-violacé la membrane protectrice du sillon, ainsi qu'un léger amas situé sous le renflement signalé plus haut. La disparition de la teinte bleu-violacée par un lavage à l'acide acétique à 1 o/o indique la présence de matières pectiques.

L'iode suivi du chlorure de zinc produit des effets variés et très instructifs. Quelques grains éclatent en expulsant leur masse plasmatique, maintenue dans sa forme ovale et colorée en jaune-vert. D'autres se gonflent lentement du côté du pli; la plupart, d'abord jaunis par l'iode seul, deviennent bruns par le contact du chlorure de zinc, sans subir d'autres changements. Les grains gonflés nous montrent la structure de l'exine. Le mince liséré extérieur, qui représente en coupe optique le réseau superficiel, et qui se distend et se disloque peu à peu, forme l'exine externe. Immédiatement en dessous se trouve la couche colorée en bleu dans la préparation au bleu de méthylène; elle constitue l'exine interne. Elle est ici incolore. A l'intérieur on aperçoit une masse verdâtre, semblable à celle que nous avons vu expulser par d'autres grains; étudions-la à l'état de

liberté. En la faisant rouler sous le couvre-objets, nous lui trouvons sur le dos un orifice rond à contour bleu, par lequel on voit le protoplasme coloré en jaune-brun, FIG. 3. Bientôt, sous l'action du chlorure de zinc, le protoplasme retenu en une masse par une membrane de MOHL très résistante se gonfle : l'ouverture crève transversalement au grand axe du pollen et l'on a sous les yeux, à côté du plasma jaune, deux calottes sphériques du plus beau bleu et qui représentent l'intine cellulosique.

Nous pouvons donc affirmer qu'il y a ici une intine vraie, parfaitement indépendante de l'exine, et qui est également complète. Nous verrons bientôt que, dans cette espèce, comme dans plusieurs autres, l'intine n'est pas formée exclusivement par cette couche cellulosique. Nous appelons, par analogie, intine interne, cette tunique appliquée immédiatement sur le protoplasme.

Remarquons que c'est la combinaison des teintes jaune du protoplasme et bleue de l'intine qui fait paraître verte, dans le chloro-iodure de zinc, la masse expulsée de l'exine, et que la présence de cette masse dans un grain intact fera paraître celui-ci brun plus ou moins foncé.

Nous avons obtenu la coloration bleue de l'intine par l'iode et le chlorure stannique hydraté sirupeux. Nous l'avons eue également avec l'iode et l'acide phosphorique normal (1).

L'exine interne, au niveau du sillon ou de la partie non cutinisée, se colore instantanément en bleu et se dissout très rapidement au contact de l'iode et de l'acide sulfurique au 1/2 ; ce qui indique que cette membrane est formée d'un mélange de matières pectiques et de cellulose peu condensée. L'intine interne se colore en bleu sans se dissoudre.

Au contact de l'acide sulfurique concentré, tous les grains éclatent; la partie cutinisée de l'exine se colore en orangé; le reste, ainsi que l'intine, se dissout; le protoplasme prend une belle couleur rose.

L'action de l'acide nitrique prolongée pendant un quart d'heure gonfle fortement l'intine. Après ce traitement, si l'on passe à l'acide phosphorique déliquescent iodé, on la voit d'abord se contracter, puis se dilater énergiquement et enfin se désagréger.

La potasse caustique à 50 gr. pour 50 d'eau gonfle très lentement les grains et permet d'en étudier parfaitement la structure. Au bout d'un cer-

(1) Cristaux en déliquescence ou acide pur et concentré jusqu'à ce qu'il ne se forme plus de vapeur d'eau Ce dernier dissout plusieurs variétés de cellulose qui résistent au chlorure de zinc.

tain temps, la membrane non cutinisée se déchire et livre passage au protoplasme enveloppé de l'intine interne. Celle-ci, après extraction de l'excès du réactif et lavage à l'iodure de potassium iodé, se colore en bleu-rouge.

L'action de la potasse diluée à 10 et à 1 % est trop rapide pour être instructive, si l'on n'est pas prévenu de la présence possible de la callose. C'était le cas pour nous lorsque nous étudiions cet objet. Nous verrons plus loin qu'il y a lieu de supposer son existence dans l'intine externe, dont nous allons parler.

Si l'on étudie le pollen en germination sur le stigmate, on trouve que la majorité des grains germent par un des bouts, que beaucoup le font par un point du pli plus ou moins rapproché de son milieu, et quelques-uns par les deux bouts à la fois. Nous avons figuré trois exemples de germination. La FIG. 5, où la germination est très avancée, montre le boyau pollinique à paroi simple, cellulosique, en continuité avec l'intine interne seulement. L'intine externe plus mince, présente deux ouvertures, l'une dans l'angle dièdre, l'autre traversée par le boyau pollinique. Elle n'est que très peu cellulosique. Dans la FIG. 4, la paroi du tube pollinique est double, les deux intines contribuant à sa formation. Dans la FIG. 6, le pointillé est la coupe optique du réseau non cutinisé de l'exine; l'intine externe est restée enfermée dans l'exine.

L'emploi du congoroth G. R., en solution aqueuse, est très avantageux pour l'étude de la germination. La couche cellulosique se teint vivement en rouge, et, si l'on acidifie après lavage soigné, la couleur vire au bleu vif; ce qui rend l'observation plus facile encore à travers l'exine jaune-pâle.

Iris biflora. L'exine est complète. Le dessin saillant, qui fait son ornement et représente sa couche externe, est formé de tronçons méandriques cutinisés. Dans le pli, ces méandres sont remplacés par quelques gros points, abondants surtout au milieu du sillon. Le fonds, représentant la couche interne de l'exine, ne parait nettement granuleux, au grossissement de 450 diamètres, que dans le pli, là où les gros points font défaut, FIG. 8. Nous la verrons mieux représentée dans l'*Iris Matthioli*, où elle est nettement réticulée, FIG. 10.

L'intine, très épaisse sous le pli où elle est capable d'une dilatation énorme, FIG. 7, est mince du côté opposé; ce qui ne l'empèche pas d'y être encore formée de deux couches très distinctes, dont l'intérieure seule est percée d'un pore très petit, FIG. 7, *p*.

Cette intine a des réactions tout à fait dignes de remarque. De cellulose, pas la moindre apparence ; tous les réactifs iodés dissolvent cette membrane. Ce n'est pas non plus de la callose pure. En effet, elle ne se colore que très faiblement par le bleu d'aniline et ne se dissout pas dans la potasse à 1 0/0, même après une heure de contact. L'iode seul ne la colore pas ; elle n'est donc pas non plus amyloïde, comme l'opercule des thèques des pézizes, par exemple.

D'autre part, elle se dissout dans le chlorure de zinc au bout de quelques minutes; l'acide sulfurique au 2/3 et au 1/2, l'acide phosphorique sirupeux la désorganisent instantanément. Le bleu de méthylène ne la colore sensiblement qu'à sa limite interne, à cause de la présence d'un peu de matières pectiques ; cette coloration ne reparaît pas après l'action de l'oxalate ammonique.

L'acide nitrique au 1/10e la dissout au bout d'un quart d'heure. Si on arrête à temps son action, les couches concentriques brillantes sont conservées, la substance homogène étant dissoute. Le squelette albuminoïde, d'ailleurs faible, est facilement mis en évidence après lavage soit par l'iode très dilué, soit par l'éosine.

En résumé, nous voyons que les acides attaquent fortement et dissolvent l'intine de cet iris. Il en est de même pour les *Iris Matthioli*, *germanica*, *lurida*. D'un autre côté, l'ammoniaque et la potasse à 1, 10, 25, 50 0/0 ne semblent pas l'attaquer.

Admettons qu'il s'y trouve un peu de callose et de matières pectiques et azotées. Que peut bien être le reste?

Iris pseudo-acorus. Les résultats sont tout autres dans cette espèce. D'abord la coloration au bleu d'aniline est très riche. Elle passe au violet-rosé, mais ne disparaît pas lorsqu'on fait agir le chlorure de zinc. Cette insolubilité semblerait indiquer que nous nous trouvons en présence d'une modification polymérique de la callose ordinaire, laquelle est soluble dans ce réactif.

Le bleu de méthylène donne également une coloration très riche, qui disparaît par l'action de l'oxalate ammonique ; il y a donc des matières pectiques.

L'iode seul colore en jaune la limite externe qui commence à se cutiniser. Après addition de chlorure de zinc, on voit dans presque tous les grains la couche interne, ou intine interne, se colorer fortement en bleu. Lorsqu'elle ne se colore pas, c'est le plus souvent qu'elle se dissout.

Un fait plus étonnant encore est le suivant : si l'on prend une fleur du faux-acore un peu moins avancée, on arrive au même résultat qu'avec les espèces étudiées plus haut. Faudrait-il conclure de là que le pollen de ces espèces, même en pleine déhiscence, n'était pas mûr? ou bien qu'il ne mûrit pas? Une chose certaine, c'est que les avortements de tétrades, FIG. 9, en tout ou en partie, sont très fréquents, le travail de formation s'arrêtant après l'achèvement de l'exine, ou même de l'intine.

Iris germanica. La couche externe de l'intine y présente une structure évidente. Elle est formée de pointes très courtes, très serrées et qui, vues de face, donnent l'impression d'un pointillé très fin, FIG. 12; tandis que, vues obliquement, elles font naître l'illusion d'une striation radiale de toute l'intine. Pour éviter cette illusion, il faut examiner les grains en coupe équatoriale parfaite.

Le réseau superficiel de l'exine externe est formé de lignes granuleuses saillantes. Ces lignes cessent brusquement au niveau du pli.

Aloe verrucosa. L'exine est chargée de pointes très petites et peu serrées. Nous n'en dessinons que la partie cutinisée, FIG. 13. Le bleu de méthylène révèle par une coloration très intense la présence, au niveau du sillon, d'une quantité considérable de matières pectiques. On constate dans la série des essais microchimiques que l'intine est formée d'une couche pectique, fortement épaissie à ce niveau, et d'une couche cellulosique beaucoup plus forte que dans d'autres espèces, FIG. 14. La petite cellule de la figure, très allongée est contournée en arc de cercle. Nous en avons vu qui formaient presque un cercle complet, FIG. 14. Le noyau de cette cellule se colore très intensément par le bleu de méthylène acétique. Celui de la grande cellule, placé généralement dans la courbure de la petite, se colore beaucoup moins bien. La FIG. 15, représentant une germination dans le suc de la fleur, montre que la couche cellulosique contribue seule à la formation du tube pollinique, à l'encontre de ce qui se passe souvent chez l'amaryllis. Cette figure prise, comme toutes les autres d'ailleurs, à la chambre claire prouve surabondamment l'existence de plusieurs enveloppes indépendantes dans le pollen étudié.

Hemerocallis flava. La disposition générale est la même que dans les espèces précédentes. L'exine, bien cutinisée en dehors du sillon, est réticulée, FIG. 16. Les mailles petites et serrées du côté du pli deviennent larges et très saillantes sur les faces et sur le dos, FIG. 17. On peut constater de ce côté que le fond, c'est-à-dire l'exine interne, est pointillé et même réticulé.

La couche interne de l'intine est nettement cellulosique; les couches extérieures sont pectiques.

La première membrane des jeunes cellules-mères isolées est insoluble dans la potasse à 1 0/0, soluble dans le chlorure de zinc. Elle est formée, selon nous, par une variété de callose. La callose véritable, soluble dans la potasse à 1 0/0, apparaît ensuite. Dans les tétrades la couche la plus interne résiste davantage aux réactifs.

Hemerocallis Sieboldii. Le gaufrage de l'exine, plus saillant, est formé de gros tubercules allongés, donnant la sensation d'un réseau brillant, FIG. **18** et **19**.

La couche interne de l'intine est cellulosique. Les autres couches épaissies sous le pli sont de nature pectique. Le bleu d'aniline n'y révèle pas de callose.

Hemerocallis fulva. Les FIG. **20** et **21** représentent le réseau superficiel tel qu'il est au sortir des tétrades. On voit qu'il est nettement constitué; les mailles, petites vers les bouts et sur un des bords du sillon, sont larges sur le dos et sur l'autre bord du pli.

Les jeunes cellules-mères, récemment isolées, présentent dans leur membrane à peu près les mêmes réactions que celle de *Hemerocallis flava.* Coloration faible par les bleus d'aniline et de méthylène; insolubilité dans la potasse à 1 0/0. De plus, insolubilité dans le chlorure de zinc et affinité pour l'éosine et l'iode, réactions qui semblent indiquer que les matières azotées y sont prédominantes.

La callose apparait, comme toujours, en couches concentriques. Nous savions que cette substance se dissout dans l'acide sulfurique concentré. Nous avons voulu expérimenter jusqu'à quel degré de concentration elle peut supporter l'acide. Aux 1/20, 1/10, 1/7, 1/5, on ne s'aperçoit pas de l'action de l'acide. Au 1/4 la substance gonfle un peu. Au 1/3 les couches concentriques ne sont plus visibles. Au 1/2 la dissolution est instantanée, même pour la couche externe. Nous avions traité préalablement la préparation par l'iode. A aucun moment de l'expérience nous n'avons obtenu de coloration bleue ou rouge pouvant faire supposer une parenté directe de cette substance avec la cellulose. Si, sans passer par l'iode, on commence par l'acide au 1/4, la callose le supportera jusqu'aux 2/3. La couche externe ne s'y dissoudra même pas, à cause de la présence des matières azotées.

Le stade *tétrade* mérite une mention spéciale. Le fait que nous allons énoncer est connu dans le règne animal. Il est décrit notamment par M. Carnoy, dans « La Cellule » (1), et il se retrouve dans le règne végétal, par exemple, ça et là dans la division des oogones de *Pelvetia canaliculata* et d'autres algues. Il a été décrit en partie par M. Strasburger dans l'*Hemerocallis flava* (2). Mais, outre que ce dernier semble ne pas l'avoir suffisamment étudié, il lui attribue une portée qu'il ne nous parait pas avoir. C'est aussi l'avis de M. Guignard qui, rapportant cette interprétation (3), la qualifie d'hypothèse pouvant plaire à l'esprit, mais n'ayant pas de base solide.

Ce fait consiste en ce que la division tétraédrique laisse en dehors des quatre cellules, qui seront les grains de pollen, des portions souvent considérables de protoplasme, avec noyau d'après Strasburger, avec ou *sans noyau* d'après nos observations.

Ces fragments ont ordinairement la forme de tétraèdres à base externe convexe. Leur nombre est très variable. Il est rarement nul : dans ce cas les grains ont la forme de quartiers d'oranges parfaits. Quelquefois il n'y en a qu'un ou deux. Le plus souvent il y en a quatre; nous en avons compté jusque six. Les croquis que nous en donnons sont assez clairs pour ne pas demander d'explication.

Pour qu'il n'y eût pas de doute possible sur la variabilité de ce nombre, nous avons coloré plusieurs préparations par l'iode et par le bleu d'aniline neutre, puis dissous la callose par le chlorure de zinc. La membrane générale de la tétrade restant inattaquée, les résidus y flottaient parfaitement isolés des futurs grains de pollen.

Cette inégalité, en nombre et en grandeur, des troncatures modifiant la forme normale du pollen, explique pourquoi le type du pollen de cette espèce, et de plusieurs autres aussi sans doute, n'est pas absolument uniforme.

Quant à l'interprétation du phénomène, nous disons que l'irrégularité dans le nombre des résidus de division, leur absence assez fréquente et celle plus fréquente encore de noyau dans ces fragments, écartent tout rapprochement avec les globules polaires de l'œuf des animaux, auxquels M. Strasburger voudrait les comparer. D'ailleurs on devrait les retrouver partout, tout au moins dans les familles où les cellulles-mères

(1) *Cytodiérèse chez les arthropodes*; Pl. VI, fig. 215, 216; Pl. VII, fig. 286.

(2) *Ueber den Theilungsvorgang der Zellkern, etc...*, Bonn, 1882.

(3) *Annales des sciences naturelles*, 1884, t. XVII.

volumineuses permettent une observation facile. Or c'est à peine si dans l'*Hemerocallis flava* nous en avons retrouvé quelques rares spécimens.

Nous ne prétendons pas que la présence aux pôles de la figure cinétique de l'un ou l'autre bâtonnet aberrant ne puisse déterminer un centre d'attraction, capable de séparer une partie du protoplasme de la cellule. Ce fait a déjà été signalé, mais il est tout à fait exceptionnel et ne peut avoir une signification physiologique générale. Ensuite, nous venons de le dire, la plupart de ces fragments sont dépourvus de noyau. Nous croyons que la véritable interprétation de ces phénomènes se trouve dans le mode de formation de la plaque cellulaire. Nous sommes convaincu que les figures et les explications de M. Carnoy s'appliqueraient exactement à notre cas, si l'on y supposait une division tétraédrique, au lieu d'une simple bipartition.

Notons que ces corpuscules résiduels ne sont pas destinés à disparaître. Leur membrane réticulée, comme celle du pollen, s'épaissit et se cutinise. Parfois même il s'y forme un sillon; celui que nous représentons, fig. **26**, n'en offre pas.

La seconde couche de l'exine se cutinise aussi, sauf dans le pli. Elle est très résistante et supporte l'eau de javelle faible ou concentrée, même après l'action de la potasse à 1 0/0, fig. **27**.

L'intine a la même composition que celle des autres hémérocalles; mais pour démontrer l'existence de la couche cellulosique interne, il faut laisser les réactifs prolonger leur action ou, ce qui est plus pratique, expulser le protoplasme de sa tunique par une pression mécanique sur le couvre-objets.

Clivia nobilis. Le pollen rappelle par sa forme celui de l'amaryllis. Le réseau de l'exine couvre le pollen entier, mais n'est pas cutinisé au niveau du pli. Les mailles de ce réseau, fig. **29**, *b*, sont formées de trabécules moniliformes, comme dans le *Funkia* dessiné par Sachs (1). Sur l'arête du dièdre on retrouve la bosse de l'amaryllis; mais le pore qu'elle cache est de forme toute différente : c'est une espèce de bec dont l'ouverture elliptique est formée par un refoulement de l'intine vers l'intérieur, fig. **30**. Dans cette figure, la couche cellulosique interne est seule conservée. Les autres couches sont dissoutes; celles-ci se colorent vivement par le bleu de méthylène, mais non par le bleu d'aniline. Elles renfermeraient donc beaucoup de substances pectiques et, au lieu de callose, une matière analogue ou identique à celle de l'intine des *Iris biflora*, etc., soluble dans le chlorure de zinc.

(1) Reproduit par Van Tieghem : *Traité de Botanique.*

Hyacinthus orientalis. La forme du pollen est plus ramassée que dans le *Clivia.* Les mailles du réseau de l'exine sont de même facture, mais plus larges. Les réactions sont absolument les mêmes. Ici, comme là, l'acide nitrique au 1/10e met en liberté le protoplasme avec l'intine tout entière, et au 1/2 dissout les couches extérieures de l'intine.

Notre FIG. 31 représente le pollen avant la formation de la couche cellulosique interne, après la dissolution des couches externes de l'intine par l'acide nitrique au 1/2. Le protoplasme est fortement gonflé.

Tulipa gesneriana. La couche interne de l'intine est également cellulosique. Nous ne dessinons pas l'exine, FIG. 32.

Allium ampeloprasum, All. Moly. Le bleu de méthylène accuse des matières pectiques abondantes au niveau du pli. L'exine est réticulée; mais le réseau est tellement fin que nous avons dû renoncer à le dessiner.

Lilium candidum. La première membrane des cellules-mères résiste à l'acide sulfurique concentré. Elle nous parait constituée de matières pectiques associées à des albuminoïdes. La callose qui apparait ensuite, bien que soluble dans la potasse à 1 o/o et dans le chlorure de zinc, supporte l'acide nitrique concentré qui la dissout généralement. Elle se dissout également dans l'acide sulfurique au 1/2. Au stade de la division tétraédrique, nous n'avons pas retrouvé les résidus divisionnels de l'*Hemerocallis flava.*

Lilium croceum. Le pollen est gros, à dos arrondi. Le réseau superficiel de l'exine est formé de trabécules moniliformes, FIG. 33. Les mailles, très larges sur le dos, FIG. 34, *a*, deviennent beaucoup plus petites sur les bords du sillon, et les trabécules y sont souvent dépourvues de granulations, FIG. 34, *b*. Le fonds qui supporte le réseau est finement granuleux. La couche interne de l'intine est cellulosique; nous n'avons pas étudié la nature des autres couches.

Arum maculatum. L'enveloppe externe est constituée par un réseau très délicat et cutinisé. La couche sous-jacente est épaisse, homogène, non cellulosique. Nous ne savons s'il faut la rapporter à l'intine ou à l'exine. L'intine, ou, si l'on veut, la couche interne de l'intine, est mince et de nature cellulosique. Nous avons traité cet objet de plusieurs façons avant d'avoir des résultats satisfaisants. La méthode qui nous a le mieux réussi consiste à écraser les anthères dans l'acide nitrique au 1/10e et à passer, après examen suffisant, au chloro-iodure de zinc, FIG. 35 et 36.

Acorus calamus. M. ŒTKER n'y découvre pas la moindre structure. Cependant, même à sec, il est facile de voir que la surface en est finement pointillée en relief. Ce pointillé devient plus évident dans l'iodure iodé. On constate de plus que le pollen porte un pli analogue à celui des liliacées, etc., et que, sous l'exine, se trouve une membrane relativement très épaisse, FIG. 37, 38. Le chloro-iodure n'est nullement avantageux pour étudier la nature de cette membrane. La potasse à 1 et à 10 o/o l'éclaircit très bien et la colore en un beau jaune serin. Nous serions tenté de dire qu'elle est cutinisée, si elle ne se dissolvait pas dans l'oxalate ammonique, alors que l'eau de javelle ne l'attaque pas. Nous admettons qu'elle est pectique et légèrement cutinisée. Aucun réactif approprié, même après l'eau de javelle et l'acide nitrique au 1/10e, n'y a révélé la présence de la cellulose.

Eleocharis palustris. Le pollen est cunéiforme. L'exine est mince, très finement chagrinée, FIG. 39, *b*. Sous l'action des réactifs, le contenu est expulsé le plus souvent par une face latérale, quelquefois par la base du coin. Les pores ne préexistent pas : l'exine se désagrège aux endroits indiqués par l'effet du gonflement. Aux trois angles, mais principalement au sommet du coin, se trouvent des amas parfaitement déterminés par M. MANGIN, comme étant formés de callose, de matières pectiques et de cellulose, de l'extérieur vers l'intérieur. La réaction au bleu-d'aniline est très nette, et, après l'action de la potasse à 1 o/o ou du chlorure de zinc, on observe souvent au sommet un vide dû à la disparition de la callose. La cellulose forme une couche continue enveloppant immédiatement le protoplasme. Les matières pectiques peu abondantes sont identifiées par le bleu de méthylène, l'oxalate ammonique et les réactions des autres groupes.

S'il est vrai, comme le prétend HÉRAIL, l. c., que chaque grain de pollen des cypéracées est une tétrade, dont trois cellules ont avorté, la forme excentrique du pollen et l'abondance de la callose au sommet du coin sont faciles à expliquer. ELFVING avait constaté que ces trois cellules se résorbent ordinairement et que, si parfois elles se conservent, une fausse cloison les sépare de la cellule fertile. Cela fait supposer que ELFVING n'a pas pris le pollen de l'éléocharis au point de départ de son développement, ou que des étapes très importantes lui ont échappé. Jusqu'à preuve du contraire, nous admettrons la théorie de M. HÉRAIL. Dans cette hypothèse, la couche cellulosique est l'intine du grain non avorté ; l'exine est commune à la tétrade.

Luzula campestris. Ici les quatre grains, parfaitement développés, sont restés unis définitivement. Chacun est limité dans sa portion libre par une calotte sphérique cutinisée et ouvragée en relief. Les lamelles moyennes nous paraissent aussi cutinisées : elles résistent à l'acide sulfurique concentré et se colorent en jaune par l'iode, FIG. **40** et **41**.

L'intine n'a pas la même composition en tous ses points. La partie sous-jacente à la calotte ouvragée se dissout dans la potasse à 1 o/o et le chlorure de zinc, elle est donc formée de callose ; la partie complémentaire est cellulosique.

Neottia ovata. Les tétrades sont indépendantes à la maturité. L'exine générale est constituée par deux couches entièrement cutinisées. L'extérieure porte un réseau saillant à larges mailles, l'intérieure paraît homogène, FIG. **42**. Nous ne dirons rien de l'intine, car nous n'avons pu vérifier si une coloration peut y être produite par les réactifs iodés, sans être d'ailleurs masquée par la coloration brune de l'exine.

Orchis latifolia. Les tétrades sont associées en massules protégées par une exine générale. Celle-ci est formée de plaques, correspondant chacune à une tétrade sous-jacente. Le fond est homogène, la surface finement réticulée, FIG. **43**. Chaque tétrade a une exine très mince, se colorant légèrement en jaune par l'iode, de même que les cloisons internes, à la façon des matières azotées ou cutinisées. Le reste des membranes est cellulosique, FIG. **44**.

Epipactis latifolia. L'exine générale des massules, quoique cutinisée, est de peu de consistance. Le réseau est lâche et ne repose que sur une mince pellicule. Dans les tétrades la coloration produite par les réactifs cellulosiques est tellement intense, qu'on a peine à croire qu'il y ait dans ces membranes autre chose que de la cellulose. Cependant l'acide sulfurique concentré révèle l'existence d'une lamelle moyenne non cellulosique, FIG. **46**.

II.

Dicotylédonées.

Magnolia. La forme du pollen adulte est la même que chez les liliacées, les iridées, etc.; on n'y voit qu'un seul sillon.

Magnolia obovata. La partie de l'exine opposée au sillon est réticulée et fortement cutinisée, FIG. **47**. Le dessin est au contraire très faible aux abords du pli.

Magnolia sp....? Le pollen, plus gros et plus court que dans l'espèce précédente, présente un dessin moins accentué. Nous le figurons tel qu'il est dans l'acide sulfurique concentré, montrant les deux couches de l'exine, FIG. 48.

Magnolia tripetala. Le dessin de l'exine, sans être semblable, est aussi fin que dans l'espèce précédente. La forme du pollen est la même.

Dans les trois espèces il y a une intine indépendante; il suffit pour s'en convaincre d'ouvrir les anthères à peu près mûres dans une solution très faible d'iodure iodé, ou bien de faire arriver sur le pollen adulte, recouvert de la lamelle de verre, une goutte d'acide chlorhydrique ou nitrique au 1/2.

L'exine se fend au pli : le contenu gonflé la rejette totalement ou à demi. On profite de ces deux accidents pour constater que l'intine existe bien sur tout le pourtour du contenu, et qu'elle est fortement épaissie du côté du pli.

La membrane des cellules-mères ne renferme que peu ou pas de matières pectiques. Par contre, après l'action prolongée du chloro-iodure de zinc la coloration bleue est assez marquée. Lorsque l'on veut étudier des coupes un peu fines de cet objet, comme celles, par exemple, qui ont servi pour prendre le dessin des couches d'épaississement de la FIG. 50, il faut avoir soin de les débarrasser par l'alcool et l'éther de toute l'huile qu'elles renferment. Les réactifs apprendront alors que les couches internes sont formées de callose pure, soluble dans la potasse à 1 o/o, et la plus externe de callose insoluble dans ce réactif, mais soluble dans le chlorure de zinc.

Dans les tétrades, les enveloppes de chaque cellule-fille sont aussi formées de callose pure. Il résulte de différents essais avec la potasse à 1/2 et à 1/3 o/o que c'est réellement à 1 o/o que ce réactif dissout la callose ordinaire instantanément. L'acide nitrique pour la dissoudre doit être concentré au-delà de 50 o/o. L'acide chlorhydrique ne la dissout jamais, mais la gonfle fortement, lorsqu'on l'emploie fumant.

L'iode ne la colore pas sensiblement.

L'acide métaphosphorique ne l'attaque pas (1).

(1) Ce véhicule, respectant aussi bien les structures organiques que les couleurs d'aniline, devrait être introduit dans les laboratoires histologiques et cytologiques, comme milieu conservateur et éclaircissant. Il est assez stable en solution très concentrée.

Après la dissolution des membranes callosiques par le chlorure de zinc, il reste à étudier la membrane propre du pollen. Elle est mince, FIG. **51**, *a*, très réfringente. Si l'on y fait arriver une goutte d'iode, elle se colore en jaune. Elle n'est donc pas cellulosique. L'acide sulfurique concentré la débarrasse d'une partie de sa substance, qui noircit et est emportée par le courant d'acide. Il reste alors un squelette blanc et brillant qui, vu de face, est réticulé, FIG. **51**, *b*. L'iode le colore fortement en jaune; mais la coloration cède à un simple lavage.

Les sels alcalins : carbonate, oxalate, oléate, phosphate acide, ne l'attaquent pas. Lavée et soumise à l'action successive des acides concentrés : nitrique, chlorhydrique, sulfurique et de l'eau régale, elle ne se dissout pas davantage. La potasse caustique à 1, 10, 25, 50 o/o, n'a sur elle d'autre action que de la colorer en jaune. Cette réaction fait supposer que le réseau est cutinisé, au moins partiellement.

Le réactif de Millon ne donne pas de coloration.

Nous avons essayé encore, toujours sur la même préparation, les acides ortho- et métaphosphoriques, l'acide formique faible et concentré, l'acide acétique glacial, sans obtenir aucun résultat.

A ce moment, et après lavage, une goutte d'eau de javelle dissout instantanément ce squelette ultra-résistant. Ce même réactif, employé de prime abord et concentré (16° B^{e}) le dissout en une vingtaine de minutes. C'est trop lentement pour des albuminoïdes, et nous croyons pouvoir rapporter à la présence de la cutine cette résistance aux agents chimiques (1).

Cette première membrane constitue l'exine. En se développant, elle épaissira les trabécules de son réticulum et ses mailles s'élargiront.

Pendant ce temps, la membrane des cellules en tapis se dissout. Leurs noyaux continuent à se diviser, en deux d'abord, puis en quatre. Elles ne sont pas encore désagrégées.

Lorsque la première couche de l'intine se forme, le noyau entre en division. Un des noyaux se porte vers la paroi opposée au sillon, et une plaque cellulaire en forme de verre de montre achève la logette où il va évoluer. Telle est l'origine de la petite cellule. Nous avons cru voir qu'en se détachant elle donnerait naissance au pore de l'intine, que nous dessinons dans les FIG. **52** et **54**, et que nous avons décrit dans les liliacées, etc. La couche externe de l'intine est pectique, les deux suivantes ont des

(1) Nous avons malheureusement omis d'employer l'acide chromique.

réactions peu nettes. Finalement, dans les fleurs à peu près épanouies, les anthères du rang extérieur contiennent quelques grains où l'on découvre, bien qu'assez difficilement, une couche interne dénuée de pore et qui est de nature cellulosique.

Dans ces deux premières espèces, nous n'avons réussi à obtenir la coloration bleue de la cellulose par les réactifs iodés qu'après le traitement par l'eau de javelle et l'acide nitrique au 1/10. Dans la troisième on peut se servir directement de l'iode et du chlorure de zinc, FIG. 54, *ii*.

Helleborus niger. Toutes les couches des membranes, au stade tétrade, se colorent vivement par le bleu d'aniline, et se dissolvent dans la potasse à 1 0/0. Elles sont donc formées de callose pure.

Pæonia arborescens. Au même stade, la couche extérieure des tétrades est insoluble dans la potasse à 1 0/0 et, après lavage, elle se recolore par le bleu d'aniline.

Mahonia aquifolium. Au moment de la division tétraédrique, la lamelle moyenne des cellules non isolées est pectique et azotée. Les autres couches se colorent par le bleu d'aniline et se dissolvent dans la potasse à 1 0/0, à l'exception de la plus interne, FIG. 55.

Sida picta (*Abutilon striatum*). Cette jolie malvacée présente un pollen beaucoup plus petit que celui de ses congénères, les *Malva* et les *Althæa*. Ses épines sont pyriformes au lieu d'être coniques. Mais ce qui le distingue surtout, c'est qu'il n'a que trois pores, parfois quatre par exception.

L'exine est formée de deux couches. Elle présente un caractère commun à toutes les malvacées que nous avons étudiées. Dans l'eau de javelle, plus ou moins concentrée suivant les espèces, l'exine externe avec son réseau et ses pointes se sépare de la couche sous-jacente ou exine interne, se disloque et se dissout rapidement. Le plus souvent cette dissolution n'exige que deux minutes. Si l'on arrête l'action du réactif avec de l'eau, il se produit un gonflement excessif; il vaut mieux avoir recours à l'iode ou à l'acide acétique.

Dans le cas présent, nous nous servons d'eau de javelle diluée (5° B^e^). En une demi-minute les pointes sont enlevées, puis le réseau entier se détache. Lavant alors à l'iode, on a toute facilité de dessiner un lambeau du réseau. De larges trous y marquent la place des pointes. Celui que nous

figurons présente en outre l'ouverture d'un pore, FIG. 56. Nous avons rétabli les pointes dans le dessin. Les pores présentent souvent deux petites épines courbes, qui les surplombent et semblent vouloir les fermer, FIG. 57, *A*.

La seconde couche de l'exine est aussi cutinisée, mais légèrement. Un anneau réticulé plus épais et mieux cutinisé, FIG. 57, *B/ar*, renforce l'ouverture des pores. Les onagrariées présentent un détail analogue à la base des papilles porifères de leur pollen.

Une autre préparation faite à l'eau de javelle et lavée au bleu de méthylène (1) nous montre que la couche interne de l'exine renferme partout des matières pectiques, mais que celles-ci sont accumulées sous l'anneau des pores en forme de lentilles plano-convexes, dont le centre est protégé vers l'extérieur par des granulations également cutinisées. Ces lentilles sont dissoutes instantanément par l'oxalate ammonique; le reste de l'exine interne se décolore. Le bleu d'aniline ne donne aucune coloration; la callose y fait donc défaut.

L'étude de l'intine est moins facile. En prolongeant l'action de l'eau de javelle, nous avons obtenu sa mise en liberté dans quelques grains. Dans ce cas, la réaction de la cellulose y est très faible. L'exine interne étant très élastique, nous n'avons pu la déchirer brusquement par pression. Mais l'acide chlorhydrique au 1/2, puis fumant, en dilatant le contenu, produit une espèce de germination artificielle, et alors, assez souvent, le protoplasme est enfermé dans l'intine devenue libre. La réaction de la cellulose y est généralement facile et la coloration bleue très riche. Parfois pourtant elle ne se colore pas. Nous verrons que celle des *Malva* et des *Althæa* ne se colore jamais.

Il est à remarquer que le nombre de grains stériles est ici très considérable. Toutes les membranes y sont cutinisées, et le contenu réduit à un peu d'huile.

Althæa rosea. Les pores sont quasi aussi nombreux que les grandes épines dont le pollen est hérissé. La vue de face qu'en donne SACHS, et qui est reproduite par VAN TIEGHEM (2), est tout à fait exacte. Mais la coupe optique qui accompagne cette figure est absolument erronée.

(1) Le bleu de méthylène résiste environ une demi-heure à l'eau de javelle à 5° Bé.

(2) *Traité de Botanique*, p. 376.

En effet, il n'existe pas de couche homogène extérieure au réseau cutinisé. De plus, la base des pointes est insérée dans le gaufrage, au lieu d'en être indépendante, comme le figure SACHS. L'exine est formée de deux couches inégalement cutinisées : l'externe se compose du réseau et des pointes; l'interne est une couche épaisse, homogène et très réfringente, où les réactifs annoncent des matières pectiques, d'autant plus abondantes que l'on considère des parties plus internes.

L'acide chromique à 25 0/0 (1) détruit rapidement le gaufrage et attaque ensuite la couche homogène. En sept ou huit minutes, toute l'exine est dissoute. Si, pour arrêter l'action du réactif avant que la seconde couche ne soit détruite, on lave la préparation à l'eau, il se produit un gonflement énorme de cette seconde couche, exactement comme avec l'eau de javelle.

L'eau de javelle à 5° B^é^ exige dix minutes pour enlever le gaufrage de l'exine, l'objet sortant de l'alcool. Le même réactif à 16° B^é^ ne demande que deux minutes. On lave rapidement et on étudie l'objet en coupe optique. On voit alors que dans la couche interne de l'exine les pores ne sont pas cylindriques, mais coniques et fortement évasés, à tel point que les ouvertures, vues de l'intérieur, ne sont plus séparées que par des lignes fortement colorées par le bleu de méthylène, FIG. **58**.

L'intine, complète, est renflée vis-à-vis de chaque pore en mammelons coniques vers l'extérieur, convexes ou hémisphériques vers l'intérieur, FIG. **60**. Ces mammelons sont légèrement cutinisés vers l'extérieur, surtout à leur sommet. On le voit très bien de face quand on parvient à déchirer toute l'exine, ou après la dissolution de cette dernière.

Nous avons fait les réactions de l'intine, surtout sur l'*A. officinalis*, dont nous dessinons l'exine vue de face dans la FIG. **59**. Aucun réactif cellulosique ne donne de résultat positif. La limite externe de l'exine se colore en jaune, comme la cutine. La substance blanche des mammelons de l'intine est de nature pectique. La limite interne insoluble dans l'oxalate et dans la potasse à 10 0/0, après une heure, donne ensuite un semblant de coloration bleue (cellulose?) avec l'iode et le chlorure de zinc.

Malva sylvestris. Même disposition générale. La limite cutinisée de l'intine est seulement beaucoup mieux marquée que dans les *Althæa*. L'eau de javelle à 5° enlève le réseau en une minute et demie, FIG. **61**.

---

(1) 5 Gr. de CrO_3, pur de K_2SO_4, dans 20 gr. d'eau.

Malva moschata. Même structure et mêmes réactions. Pas de trace de cellulose.

Hibiscus syriaca. Les pointes de l'exine sont longues et peu amincies. Elles sont moins nombreuses que dans les précédentes espèces. Il en est de même pour les pores. L'intine se présente de la même manière que plus haut.

Remarque. Il nous paraît assez difficile de rapprocher, point par point, les membranes du *Sida* de celles du pollen des autres malvacées. Cependant, si l'on pouvait démontrer que les granulations cutinisées qui protègent les amas pectiques des pores ne sont pas limitées par l'ouverture de l'exine, mais se continuent sur les amas, en dedans de l'exine interne, on aurait des éléments suffisants pour faire ce rapprochement. La couche cellulosique du *Sida* serait représentée par la limite interne de l'intine des *Malva*; les amas pectiques, très distants dans le premier, seraient rapprochés chez les seconds jusqu'à se toucher à la base; les granulations cutinisées des amas pectiques du *Sida* formeraient, en se réunissant l'une à l'autre, une couche continue analogue à la limite cutinisée de l'intine des *Malva*; les anneaux réticulés du *Sida* seraient dans l'exine interne des *Malva*, homogènes et confondus avec le reste de la membrane. Quant à la couche externe, l'analogie est évidente, comme le montre le schéma de la fig. 62. Des deux côtés un gaufrage et des pointes reposent sur une couche homogène. La différence est marquée par une épaisseur moindre de celle-ci chez le *Sida*.

Dicentra spectabilis. Examiné dans l'air le pollen est ellipsoïdal; il devient sphérique dans l'eau, fig. 63 et 64. Il porte trois sillons n'atteignant aucun des pôles. Le réseau cutinisé superficiel est remplacé dans les sillons par un fin pointillé. Il ne s'y trouve pas de pores préexistants. La couche sous-jacente, non cellulosique, est assez épaisse. Nous ne savons s'il faut la rapporter à l'intine ou à l'exine. La couche mince contiguë au protoplasme, c'est-à-dire l'intine, est cellulosique, fig. 65.

Gaura tripetala (conservé dans l'alcool). La forme de son pollen, qui est d'ailleurs celle des onagrariées en général, est décrite partout. Nous voudrions cependant faire remarquer, à ce propos, que le corps du grain étant bi-convexe et plus épais que les protubérances porifères (Austrittspapillen), sa surface doit s'abaisser considérablement à la base de celles-ci.

En conséquence, il nous paraît impossible d'obtenir une coupe optique générale de l'objet, sans changer la mise au point pour les diverses parties du pourtour de l'objet. Cela nous parait expliquer les erreurs que nous aurons occasion de relever dans les dessins de STRASBURGER (1).

L'exine est formée de deux couches cutinisées. L'externe, mince, recouvre le pollen entier, sauf au sommet des papilles où elle est percée de pores. Elle porte une ponctuation en relief tellement fine que notre crayon n'a pu en rendre le véritable aspect, FIG. 66. L'interne est loin d'être aussi uniforme. Elle est lisse sur les deux faces lenticulaires du pollen. A la base des papilles elle s'épaissit légèrement et devient granuleuse, FIG. 67, *a*. C'est dans cette portion granuleuse que prennent naissance les racines des stries transversales qui constituent l'anneau des papilles, FIG. 67, *c*. Il est très intéressant d'étudier l'orientation de ces stries.

Dans l'anneau granuleux, *a*, se forment des ramuscules saillants, *b*, orientés vers le pore. Ceux-ci, en se réunissant deux à deux, grossissent et vont bientôt se souder à angle droit à l'une ou l'autre des premières stries transversales, en formant un T. Plus loin, *c*, les stries transversales se continuent seules. Très saillantes d'abord, elles s'affaissent ensuite vers les bords antérieurs de l'anneau, lequel se soude à la couche externe de l'exine à quelque distance du pore. Quant aux énormes épaississements en anneau figurés par STRASBURGER, ils n'existent pas. Nous ne savons à quoi attribuer l'erreur de cet auteur, si ce n'est à l'usage d'un éclaircissant trop énergique ou d'un objectif à ouverture trop étroite.

Passons à l'intine. STRASBURGER, en parlant de l'*Œnothera biennis*, affirme que ni sur le pollen entier, ni sur des coupes de pollen mûr, il n'a vu l'intine entourer complétement le corps plasmatique, mais qu'elle s'amincit et s'arrête un peu en dedans de l'anneau d'épaississement. MANGIN prétend au contraire qu'elle est complète, et se compose de couches pectiques et cellulosique.

Nous sommes d'accord avec ce dernier pour le premier point, à savoir que l'intine est complète. On peut, en effet, en élevant et abaissant successivement la vis micrométrique, suivre cette membrane sur tout le contour du grain de pollen. La chose est encore plus claire dans l'eau de javelle concentrée. Celle-ci dégage au bout de quelque temps presque tous les grains de leur exine; on obtient ainsi la FIG. 71 de l'*Œnothera*. D'autre part, le pollen étant dans l'eau, si l'on fait passer sous le couvre-objets une goutte

(1) *Ueber den Bau*..., etc., 1882. — *Ueber das Wachsthum*... etc., 1889.

de chloral hydraté à 8 parties pour 5 d'eau, le réactif soutire l'eau Le protoplasme se contracte, l'intine le suit montrant un double contour évident, parfois nettement détachée de lui. Puis il se produit un nouveau gonflement dû à l'action du réactif sur le contenu.

Nous admettons également avec Mangin que l'intine est pectique, bien que ses réactions soient peu franches, et qu'elle se dissolve parfois rapidement dans le chlorure de zinc ou l'acide phosphorique déliquescent. Peut-être notre objet était-il trop peu mûr? Nous n'avons pas obtenu de réaction avec les réactifs iodés de la cellulose, lorsque la membrane ne se dissolvait pas. Nous n'avons pas non plus réussi à dédoubler dans les papilles la partie épaissie de l'intine, comme il est si facile de le faire dans les genres décrits plus loin.

La membrane primitive des cellules-mères est fortement azotée, et formée d'un mélange de matières pectiques avec de la cellulose peu condensée, donnant une coloration bleue violacée et passagère avec le chloro-iodure de zinc.

L'*Epilobium spicatum*, l'*Œnothera fruticosa-splendens* nous ont donné les mêmes résultats à ce stade.

Les couches callosiques, solubles dans la potasse à 1 o/o, ne se forment pas du côté où la dernière division cellulaire a eu lieu.

Aux premiers temps qui suivent la division tétraédrique, la callose occupe les espaces intercellulaires des cellules-filles. La forme de celles-ci est d'abord tétraédrique; les faces tournées vers le centre d'abord planes, se bombent dans la suite. L'exine jeune, même lorsque la seconde couche est formée, est extrêmement sensible à l'eau de javelle, même diluée à 3° B^é^. Quelques minutes d'action de ce réactif et une goutte de potasse diluée suffisent à dissoudre entièrement sa couche externe. Si c'est de la cutine, elle diffère fortement du type.

On constate la même chose chez l'*Epilobium montanum*.

Œnothera biennis. Le pollen, recueilli sur le style des fleurs desséchées, et examiné dans l'eau, se comporte de diverses manières. Beaucoup de grains laissent voir à travers la couche externe ratatinée et mince une seconde couche contractée régulièrement, *apparemment* épaisse, très jaune, étranglée à la base des papilles par un anneau légèrement épaissi et de même couleur. On n'y voit pas l'intine. Les autres se gonflent lentement, éclatent ou laissent échapper leur contenu plasmatique sous la forme d'une traînée vermiculaire. Ceux-ci permettent de constater à un grossissement moyen (430) que la

couche externe est chagrinée. Nous avons dessiné, FIG. 69, *bc*, à un grossissement de 850 diamètres, après avoir étudié à des grossissements de 1000, 1500 et 2000 fois, l'aspect et la grandeur des granules quand la mise au point est tout à fait superficielle, ainsi que le réseau brillant qui apparait lorsque l'on met au point la base de ces aspérités.

La coupe optique d'une papille, FIG. 69, *a*, montre une exine externe ouvragée, une exine interne épaissie dans sa partie granuleuse, une intine complète, mince, brillante, non cellulosique, et à l'intérieur un doigt de gant cellulosique, plus épais et se soudant à la précédente couche à son entrée dans le corps du grain.

Si l'on traite le pollen par le chloral à 8 parties pour 5 d'eau, il se gonfle. Avec un peu de patience on arrive à trouver des grains où il est aisé de compter quatre couches distinctes dans les papilles, et trois seulement dans le corps du grain.

Une autre préparation est traitée par l'eau de javelle à 3° Bé, puis par la potasse à 1 o/o. En quelques instants le pollen prend les aspects représentés dans les FIG. 70 et 71. Dans le premier cas, une goutte d'iode colore en jaune d'or l'exine interne, corrodée jusqu'à l'anneau. Ce dernier est maintenant frangé, et il est facile de voir qu'il n'est guère plus épais que le reste de la même couche. Une couche incolore mince double la précédente et recouvre aussi les papilles. A cet endroit, un doigt de gant coloré en bleu (iode + potasse et eau de javelle), et par conséquent de nature cellulosique, renforce l'intine. La figure suivante, où toute l'exine est dissoute, ne laisse aucun doute à ce sujet. Nous avouons ne pas comprendre comment STRASBURGER a pu, après s'être servi de l'eau de javelle, ne pas constater ce fait.

Il nous reste à expliquer pourquoi nous ne reproduisons pas dans nos figures la couche moyenne à bâtonnets de l'exine, dessinée par ce savant. D'après nos observations, cette couche n'existe pas. En s'aidant d'un bon objectif à immersion, il est aisé de s'assurer que la coupe dessinée par STRASBURGER n'est pas une *coupe optique équatoriale*, mais une coupe oblique. Les prétendus bâtonnets sont occasionnés par la vue oblique ou en projection des détails du réseau dessiné en *c*, FIG. 69 ; en coupe équatoriale ils disparaissent totalement.

Les fig. 53, 54, 55 et 57 de STRASBURGER (1) rendent très bien les diverses étapes du développement des papilles. Seulement dans sa fig. 53 il remplace les couches concentriques générales et spéciales des tétrades

(1) *Ueber das Wachsthum*, etc.

par une teinte plate, qui fausse les idées sur l'organisation de ces membranes. Au point de vue chimique, ces couches sont formées de callose pure, soluble dans la potasse à 1 o/o. Cette même substance remplit également les papilles jeunes et les gonfle. Si on la dissout, les papilles se raccourcissent et l'étranglement se relâche. Nous ne pouvons malheureusement, à cause du retard de la végétation, poursuivre le développement ultérieur des grains de pollen.

Epilobium montanum. La forme des grains est celle du pollen d'*Œnothera*; on n'y trouve pas non plus les stries du *Gaura*. Le dessin superficiel de l'exine y est encore plus fin que chez ce dernier. L'intine se double comme dans l'*Œnothera* d'un doigt de gant cellulosique. Le tube pollinique est formé de deux couches : l'externe, non cellulosique, continue directement l'intine générale; l'interne cellulosique et très mince est le prolongement du chapeau cellulosique, FIG. 72.

En suivant attentivement les diverses étapes du développement du pollen, on peut découvrir l'origine des filaments qui réunissent les grains et les tétrades. Dans les tétrades récemment formées, toute la callose se dissout dans la potasse à 1 o/o et le chlorure de zinc, sauf la couche externe. Bientôt la masse de callose qui sépare les grains au centre de la tétrade ne se dissout plus. Cela n'est guère sensible avec la potasse qui agit trop rapipement et décolore le bleu d'aniline; il vaut mieux se servir du chlorure de zinc qui dissout la callose même déjà modifiée, et qui conserve la coloration, tout en la faisant virer au violet. Dans l'anthère, la membrane externe et la callose ordinaire se gélifient, mais les grains de pollen restent associés en tétrades, les papilles étant rapprochées deux par deux, FIG. 73. Il faut une forte action mécanique pour les dissocier sur le porte-objets, même après la déhiscence des anthères et jusque pendant la germination. Or, après cette dissociation violente, on observe sur la face du grain correspondante au centre de la tétrade, une masse plus ou moins étendue, transparente, ayant tous les caractères de la cutine et portant un ou plusieurs longs filaments, FIG. 74 et 75. Il nous paraît naturel d'admettre que ces filets se forment par étirement de la masse cutino-huileuse à laquelle ils sont attachés.

Myrrhis odorata. Le pollen est allongé. La coupe transversale est triangulaire à angles arrondis. La couche externe de l'exine est finement granuleuse et percée de trois pores en forme de ∞; l'interne homogène, semble fendue longitudinalement au même niveau, FIG. 76-78. Nous n'avons pas étudié l'intine. Le coloration rouge de l'exine par l'acide sulfurique persiste pendant plusieurs mois.

Cornus mas. Le pollen adulte garde presque intacte la forme tétraédrique primitive. Les angles de la coupe équatoriale triangulaire sont marqués par des sillons réunis à un des pôles seulement, FIG. 79, *a-b*. Ils sont remplis de callose. Si l'on dissout celle-ci, un pore apparait vers le milieu des sillons. L'exine est très finement réticulée. Nous n'avons pu constater nettement ce détail qu'à un grossissement de 1000 diamètres, *c*. L'intine, qui est très mince, manifeste la présence de la cellulose, quoique difficilement.

Cornus alba. Le pollen y est beaucoup plus gros que dans l'espèce précédente. Les sillons largement réunis à un pôle, le sont à peu près à l'autre. L'exine est couverte d'un pointillé en relief sans cachet particulier, FIG. 80-81. L'intine mince manifeste en même temps les réactions des matières pectiques et de la cellulose, mais ces réactions sont peu nettes et peu marquées. Les sillons n'offrent pas de callose, FIG. 82.

Hottonia palustris. Dans l'air le pollen est ellipsoïdal, allongé, orné de trois sillons très peu cutinisés et réunis à un seul pôle. La partie cutinisée se compose de trois fuseaux réunis à l'autre extrémité. Ils sont ornés de stries saillantes, plus ou moins parallèles au grand axe du pollen, FIG. 83-84. Des granulations et des baguettes huileuses sont intercalées entre ces stries. Dans les sillons ce sont de véritables masses d'huile que l'on peut observer. Ce pollen supporte longtemps l'action de l'eau sans éclater. Il s'y gonfle un peu ; en coupe équatoriale il est triangulaire et à angles mousses. Il supporte également la potasse à 1/2-1/3 0/0. Mais dans la potasse à 1 0/0 tous les grains éclatent brusquement. Le contenu mis en liberté garde la forme triangulaire. Il suffit alors de laver la préparation à l'eau distillée pour que le protoplasme, en se contractant, mette l'intine en évidence. L'iode accentue cette contraction et manifeste dans le protoplasme une structure rayonnée très accentuée. La membrane de MOHL est très solide. Le chlorure de zinc ramène l'intine à sa dimension primitive et la colore faiblement en bleu ; elle renferme donc de la cellulose. L'acide phosphorique la dissout : ce qui explique qu'on ne trouve pas d'intine lorsqu'on la recherche au moyen de ce réactif précédé de l'iode.

Syringa vulgaris. Les trois sillons du pollen ne sont pas réunis. L'exine y est simplement ponctuée comme dans l'*Hottonia*, mais il est facile d'y constater la présence de pores ronds bien délimités, FIG. 86. Le réseau cutinisé est assez saillant. Il est totalement enlevé par l'eau de javelle et le carbonate ammonique suivi de la potasse à 1 0/0. Malheureusement ce

procédé attaque aussi l'intine. L'épaisseur de l'exine s'opposant d'autre part à une étude avantageuse en coupe optique, nous n'avons trouvé qu'un moyen pratique d'observation : celui d'écraser le pollen par la pression de l'objectif sur le couvre-objets. L'iode et le chlorure de zinc colorent alors en bleu une couche assez mince, contiguë au protoplasme et qui représente l'intine interne. Une couche plus épaisse enveloppant la première, reste incolore; elle ne renferme pas de cutine. Elle est insoluble dans l'acide sulfurique aux 2/3, et dans la potasse à 10 o/o. Elle se dissout instantanément dans l'oxalate ammonique. Cette seconde couche est l'intine externe, qui est pectique. Sur les grains vidés de leur contenu, on peut prendre de bonnes coupes optiques de l'exine, FIG. 87.

Plantago media. M. MANGIN a trouvé des bouchons de callose aux pores d'un *Plantago*. Dans l'espèce qui nous occupe, c'est à peine si, sur plusieurs centaines de grains, quelques-uns présentent avec le bleu d'aniline une coloration bien nette du côté de la ligne faible, et encore est-ce sous la seconde couche de l'exine. Aux pores nous n'avons vu que des granulations que nous considérons plutôt comme cutinisées. Le tégument est formé de trois couches. L'externe, très irrégulièrement réticulée, à mailles remplies d'une substance réfractaire en saillie, porte d'un côté un sillon irrégulier, de l'autre trois pores à demi-bouchés par les granulations décrites ci-dessus. L'acide sulfurique concentré la colore en jaune, et le protoplasme en rose. La seconde couche nous paraît imperforée. Elle est insoluble dans l'acide sulfurique et se teint en jaune brun par l'iode. Nous la considérons comme une exine interne cutinisée. La troisième membrane, ou l'intine, est mince et faiblement cellulosique, FIG. 88-90.

Vinca minor. Le pollen y est tantôt simple tantôt à l'état de tétrades. Nous avons malheureusement choisi pour représenter cette forme une tétrade où les quatre cellules sont inégalement développées, FIG. 94. Ce n'était pas faute de choix; mais nous n'avions visé qu'à montrer les filaments du réticulum plasmatique passant d'une cellule à l'autre à peu près dans le même plan, ainsi que la continuité parfaite de la couche cellulosique de l'intine. L'exine extrêmement mince porte un dessin formé par de courts filets saillants, FIG. 91. Il s'y trouve trois sillons dont deux sont réunis aux deux bouts. Dans l'eau le pollen s'arrondit et se gonfle très fortement; l'exine est presque invisible. Le chloro-iodure de zinc accentue encore le

gonflement. On constate que l'exine a conservé le caractère cellulosique. Entre elle et l'intine interne, qui est aussi cellulosique, se trouvent plusieurs couches incolores, de nature pectique, et facilement solubles dans l'oxalate ammonique. De grosses taches d'huile avoisinent fréquemment les pores, FIG. 92 et 93.

Periploca graeca. Le pollen reste complétement à l'état de tétrades; celles-ci sont parfois doubles et renferment par conséquent 8 grains. L'exine générale fortement cutinisée paraît entièrement lisse. L'eau de javelle concentrée, après deux heures d'attaque, y montre, sous un grossissement de 850 fois, un réseau à mailles très petites et très serrées. L'exine spéciale à chaque grain (ou intine?) est aussi fortement imprégnée de cutine. Elle ne donne pas de réaction avec le chloro-iodure de zinc ni avec l'acide phosphorique iodé. Mais elle se colore en bleu noirâtre sale par l'iode et l'acide sulfurique aux 2/3. Des granulations colorées, qui sont peut-être de nature cellulosique, s'en détachent, FIG. 95.

Les pores se trouvent deux à deux sur la limite extérieure des cloisons intercellulaires. Nous figurons la petite cellule avec sa forte membrane, son noyau et son nucléole.

Hyocyamus niger. Les trois sillons de l'exine ne se réunissent qu'à un pôle. Son réseau cutinisé est extrêmement fin, FIG. 96-97.

Nicotiana tabacum. Même disposition. Les sillons plus évasés sont pointillés, FIG. 98.

Digitalis grandiflora. Même disposition.

N'ayant pu trouver de réactif pour faire éclater l'exine dans ce groupe, nous n'avons pu en étudier l'intine.

Doronicum... L'intine mise en liberté par l'acide chromique à 25 o/o, prend la forme triangulaire. Elle est insoluble dans la potasse et dans le chlorure de zinc; elle n'est donc pas formée de callose. Elle ne donne pas non plus la réaction de la cellulose. Nous admettons qu'elle est entièrement pectique, FIG. 99.

Tussilago officinalis. Mêmes résultats.

Blitum Bonus-Henricus. L'exine réticulée-chagrinée est percée de nombreux pores. Elle rougit fortement par l'acide phosphorique sirupeux. Elle passe au jaune, sans altération, si on la traite ensuite par la potasse

concentrée. Nous avons répété cet essai en grand dans un tube à réaction et nous avons obtenu les mêmes résultats, FIG. 100.

Buxus sempervirens. L'exine est formée de deux couches. L'extérieure est cutinisée et présente un réseau fortement saillant, percé de nombreux pores, FIG. 101. L'intérieure non cutinisée renferme des traces de cellulose. L'intine est également formée de deux couches. L'externe de même nature que la précédente semble ne pas être interrompue. L'interne est au contraire réduite à un réseau formé de bandes anastomosées, de nature cellulosique. Il est difficile d'obtenir la réaction cellulosique avec assez de netteté pour permettre de prendre un dessin. On y arrive pourtant en dissolvant l'exine par l'eau de javelle étendue, et lavant à l'acide nitrique au 1/10, puis au chloro-iodure de zinc, FIG. 104.

III.

Gymnospermes.

Taxus baccata. L'exine est très finement travaillée. Le pollen éclate dans l'eau : l'intine se gonfle énormément. Elle est formée de nombreuses couches dont la plus interne est cellulosique. La plus externe quoique insoluble dans la potasse à 1 0/0, doit être considérée comme callosique, car le bleu de méthylène ne la colore pas. Les couches sous-jacentes sont formées de callose pure.

CONCLUSIONS.

Les observations précédentes nous permettent d'énoncer les propositions suivantes :

I. *Morphologie et anatomie du pollen mûr.*

1° Il y a toujours une intine et une exine dans les grains de pollen.

2° Dans les Dycotylédonées, les grains simples présentent deux types généraux : le type sphérique à pores nombreux et sans sillons (caryophyllées, *Buxus*, malvacées, convolvulacées, *Blitum*, etc.), et le type ellipsoïdal à trois pores. L'ellipsoïde peut être aplati (onagrariées) ou allongé. Les pores passent de la forme arrondie, saillante ou non, à la forme allongée ou en sillons, et atteignent souvent les pôles.

Nous négligeons les formes particulières, telles que celles des borraginées, ombellifères, labiées, juglandées.

Dans les Monocotylédonées les grains simples n'ont généralement qu'un sillon. La forme primitive est celle d'un quartier d'orange, qui, par la dessiccation et la formation du pli, passe à celle d'un grain de café ou d'une barquette.

Dans les deux groupes on trouve des pollens composés.

3° L'exine se compose parfois d'une seule, le plus souvent de deux couches. L'externe est généralement ouvragée. Lorsque l'interne présente des sculptures, c'est en général autour des pores.

Le nombre des pores et des sillons varie d'une espèce à une autre et jusque dans la même espèce. Il y a cependant des analogies dans les pollens des familles naturelles : solanées, verbascées, scrophulariées, composées.

4° L'intine est partout complète. Lorsqu'on y trouve des pores, c'est qu'elle se compose de plusieurs couches dont une quelconque est toujours fermée. Nous disons : une couche quelconque, parce que loin d'être simple, elle est très souvent formée de deux ou de toute une série de couches concentriques.

Elle présente souvent sous les pores des épaississements de nature diverse.

5° La paroi du tube pollinique est toujours formée par un étirement de l'intine de quelque nature qu'elle soit, contrairement à ce que soutient Strasburger (1). Sa paroi est tantôt simple, tantôt formée de plusieurs couches, suivant la constitution de l'intine.

II. *Composition chimique des membranes aux divers stades.*

1° L'exine ne reste qu'exceptionnellement cellulosique ; elle est en général cutinisée. La couche externe est tantôt plus, tantôt moins résistante que l'interne. La couche interne renferme très souvent des matières pectiques.

2° L'intine est formée ici de cellulose pure, là de matières pectiques pures, tantôt du mélange des deux. Parfois il s'y ajoute des couches de callose pure ou modifiée, ou bien les trois groupes sont associés en couches séparées ou dans la même couche.

La couche externe de l'intine tend à se cutiniser dans les parties où l'exine est faible ou perforée. La couche la plus interne est généralement cellulosique.

(1) *Manuel technique d'Anatomie végétale.*

Nous n'avons pas trouvé de cellulose dans plusieurs iris, le melon, les mauves et guimauves, le pas-d'âne, un doronic. Ailleurs, comme chez les onagrariées, les luzules, etc., elle était localisée.

Le rôle de l'épithélium interne du sac pollinique est plutôt de nourrir les tétrades par osmose que de former les ornements en relief de l'exine; ceux-ci existent déjà au stade tétraédrique.

La callose existe peu souvent sous la forme de couches spéciales. On en trouve aux pores ou dans les sillons : *Corylus*, *Cornus mas*, *Œnothera*, etc..

3° La paroi du tube pollinique est généralement cellulosique, au moins dans sa couche interne, si elle est double. La partie externe est souvent pectique, parfois cellulosique.

4° La première membrane des cellules-mères est pectique ou pectico-cellulosique.

Les couches concentriques générales et spéciales des tétrades sont formées de callose pure ou plus ou moins modifiée.

III. *Développement.*

La paroi des cellules-mères s'épaissit par apposition de couches secondaires, avant la division tétraédrique. Après la division tétraédrique, le même fait se reproduit pour chaque cellule-fille. La couche contiguë à chaque cellule-fille ne fait pas partie de la membrane propre du pollen.

L'exine apparait la première, toujours sous la forme d'un réseau plus ou moins délicat. Les reliefs apparaissent avant la formation de l'intine.

La seconde couche de l'exine apparait souvent pendant le stade tétraédrique.

L'intine apparait plus tard, et sa couche interne, qui est d'ordinaire cellulosique, se forme souvent peu de temps avant la déhiscence.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les mêmes lettres désignent les mêmes objets dans les différentes figures : *ee*, l'exine externe; *ei*, l'exine interne; *ie*, l'intine externe; *ii*, l'intine interne; *im*, l'intine moyenne.

FIG. **1**. *Amaryllis formosissima.* Pollen dans l'air. — Gross. D. 4.

FIG. **2**. *Amaryllis.* Réseau superficiel d'un grain de pollen.

FIG. **3**. *Amaryllis.* Pollen débarrassé de l'exine et de l'intine externe; *p*, pore de l'intine.

FIG. **4**. *Amaryllis.* Pollen en germination sur le style. Tube à paroi double.

FIG. **5**. *Amaryllis.* Germination presque achevée. Tube à paroi simple.

FIG. **6**. *Amaryllis* en coupe optique.

FIG. **7**. *Iris biflora.* Pollen gonflé. L'exine est déchirée. Les couches de l'intine, nombreuses du côté du pli, sont réduites à deux du côté opposé ; *p*, pore. — D. 4.

FIG. **8**. *Iris biflora.* Exine vue du côté du pli, dans l'air. — D. 4.

FIG. **9**. *Iris biflora.* Tétrade stérile. — A. 5.

FIG. **10**. *Iris Matthioli.* Exine avec fond réticulé.

FIG. **11**. *Iris Germanica* Partie épaisse de l'intine en coupe optique. — G. 5.

FIG. **12**. *Iris Germanica.* Intine externe, vue de face. — G. 5.

FIG. **13**. *Aloe verrucosa.* Exine déchirée. — G. 3.

FIG. **14**. *Aloe verrucosa.* Pollen débarrassé de l'exine, petite cellule contournée. — D. 4.

FIG. **15**. *Aloe verrucosa.* Pollen en germination dans le suc de la fleur, tube pollinique à paroi simple. — D. 2.

FIG. **16**. *Hemerocallis flava.* Exine du côté du pli. — D. 4.

FIG. **17**. *Hemerocallis flava.* Exine du côté opposé avec fond réticulé, pointillé. — D. 4.

FIG. **18**. *H Sieboldi.* Exine externe en coupe optique.

FIG. **19**. *H. Sieboldi.* Exine de face.

FIG. **20-21**. *H fulva.* Deux grains de pollen sortant des tétrades. — D. 4.

FIG. **22-25**. *H. fulva.* Quatre tétrades avec corpuscules résiduels en nombre variable. *pr*, granulations protoplasmatiques provenant de la division précédente.

FIG. **26**. *H. fulva.* Un corpuscule résiduel adulte.

FIG. **27**. *H. fulva.* Les deux couches de l'exine en coupe optique dans le chloral à 8/5, après KClO et KOH à 1 0/0.

FIG. **28-29** *a.* *Clivia nobilis.* Exine de côté et de trois quarts du côté du pli. — D. 4.

FIG. **29** *b.* Réseau grossi.

FIG. **30.** *Clivia nobilis.* Intine avec son pore, *p.* — D. 4.

FIG. **31.** *Hyacinthus orientalis.* Pollen jeune. Le protoplasme, *pr*, gonflé a déchiré l'exine. L'intine est dissoute par HNO_3 au 1/2.

FIG. **32.** *Tulipa gesneriana.* L'exine est enlevée, la couche interne de l'intine est cellulosique. — D. 4.

FIG. **33.** *Lilium croceum.* Réseau superficiel.

FIG. **34.** *Lilium croceum.* Grossi *a*) sur le dos; *b*) près du sillon.

FIG. **35.** *Arum maculatum.* Réseau de l'exine.

FIG. **36.** *Arum maculatum.* Coupe optique.

FIG. **37.** *Acorus calamus.* Pollen entier avec son sillon.

FIG. **38.** *Acorus calamus.* Pollen en coupe optique après l'action de la potasse à 10/00 et de l'eau de javelle. — G. 5.

FIG. **39.** *Eleocharis palustris.* *a*) pollen entier avec les amas, *g*, *f*, *k*; *b*) exine ponctuée. — D. 4.

FIG. **40.** *Luzula campestris* dans le chloro-iodure de zinc; *a*) calotte sphérique chagrinée de face et obliquement; *b*) id. en coupe optique; *c*) partie lisse de l'exine.

FIG. **41.** *Luzula campestris.* Coupe optique d'une tétrade; *lm*, lamelles moyennes plus ou moins cutinisées; *el*, partie lisse de l'exine; *eg*, sa partie ouvragée; *ic*, partie cellulosique de l'intine; *ig*, partie non cellulosique de l'intine.

FIG. **42.** *Neottia ovata.* Vue d'une tétrade mûre.

FIG. **43.** *Orchis latifolia.* Exine générale d'une massule vue de face.

FIG. **44.** *Orchis latifolia.* Coupe radiale optique de la périphérie d'une massule.

FIG. **45.** *Epipactis latifolia.* Coupe d'une massule.

FIG. **46.** *Epipactis latifolia.* Tétrade profonde, isolée et vidée par l'eau de javelle. Toutes les parois sont colorées fortement en bleu par le chloro-iodure de zinc.

FIG. **47.** *Magnolia obovata.* Exine du côté opposé au sillon.

FIG. **48.** *Magnolia sp?* Exine du côté du sillon et dans l'acide sulfurique concentré.

FIG. **49.** *Magnolia sp?* Coupe d'une anthère très jeune : *ff*, tissus conducteurs; *gg*, grandes cellules à gomme; *cc*, cellules-mères du pollen.

FIG. **50.** *Magnolia sp?* Cellules-mères un peu plus âgées et fortement grossies. F. 4.

FIG. **51.** *Magnolia sp?* Première membrane propre du pollen : *a*) en coupe; *b*) de face. G. 5.

FIG. **52-54.** *Magnolia sp?* Étapes du développement de l'intine; *p*, pore de l'intine.

FIG. **55.** *Mahonia aquifolium.* Tétrades non isolées.

FIG. **56.** *Sida picta.* Exine externe (réseau et pointes), vue de face, *p*, pore. — G. 5.

FIG. **57.** *Sida picta.* *A*. coupe optique des enveloppes au même niveau. L'exine externe est soulevée à dessein : elle est terminée par des pointes recourbées; *ar*,

anneau réticulé recouvrant l'amas pectique lenticulaire ; *b*, granulations cutinisées protégeant la lentille dans l'ouverture du pore. — G. 5.

B, projection de l'anneau réticulé *ar* ; projection des granulations cutinisées, *b*. — G. 5.

FIG. **58**. *Althœa rosea*. Exine interne, vue intérieurement. — D 4.

FIG. **59**. *A. officinalis*. Exine externe. — G. 5.

FIG. **60**. *A. officinalis*. Coupes optiques des enveloppes montrant l'intine mamelonnée sur les deux faces. — D. 4.

FIG. **61**. *Malva sylvestris*. Coupe optique des membranes.

FIG. **62**. Schéma montrant les analogies de structure des enveloppes polliniques du *Sida* (*A*) et des *Althaea* (*B*); *im*, amas pectiques représentant l'intine moyenne.

FIG. **63**. *Dicentra spectabilis*. Grain dans l'air.

FIG. **64**. *Dicentra spectabilis*. Grain dans l'eau.

FIG. **65**. *Dicentra spectabilis*. Grain en coupe.

FIG. **66**. *Gaura tripetala*. Une protubérance porifère du pollen montrant l'aspect de l'exine externe; *p*, pore. — G. 5.

FIG. **67**. *Gaura tripetala*. L'exine externe est enlevée; *a*, anneau granuleux donnant naissance à des stries saillantes (*b*) qui vont constituer l'anneau strié trans versalement (*e*); *i*, interne. — G. 5.

FIG. **68**. *Gaura tripetala*. Coupe optique passant par un pore.

FIG. **69**. *Oenothera biennis*. *A*, coupe optique d'une protubérance porifère ; *ee*, exine externe ; *ei* exine interne ; *ig*, intine générale non cellulosique ; *ip*, intine particulière des pores cellulosiques. — L. 2.

B, exine externe vue de face, tout à fait superficiellement.

C, exine mise au point plus profondément.

FIG. **70-71**. *Oenothera biennis*. Grain de pollen après l'action de l'eau de javelle à 3° B^é^ et de la potasse 1 o/o.

FIG. **72**. *Epilobium montanum*. Grain en germination. Le boyau pollinique a une double paroi, l'interne étant le prolongement du chapeau cellulosique.

FIG. **73**. *Epilobium montanum*. Tétrade débarrassée des couches gélifiées externes.

FIG. **74-75**. Deux grains de la même tétrade isolés mécaniquement et montrant les filets glutineux.

FIG. **76-77** *Myrrhis odorata*. Grain en coupe longitudinale et transversale.

FIG. **78**. *Myrrhis odorata*. Pore vue de face.

FIG. **79**. *Cornus mas , a-b*. Deux demi-grains complémentaires ; *c*, réseau de l'exine. G. oc. comp. 12.

FIG. **80-81**. *Cornus alba*. Exine ponctuée; sillons largement réunis à un pôle et atteignant presque l'autre pôle.

FIG. **82**. *Cornus alba*. Coupe optique.

FIG. **83-84**. *Hottonia palustris*. Deux grains placés inversement pour montrer la disposition des sillons aux deux pôles.

FIG. **85**. *Hottonia palustris*. Grain débarrassée de l'exine. Le protoplasme s'échappe de l'intine.

FIG. **86.** *Syringa vulgaris.* Exine portant trois sillons percés de pores.

FIG. **87.** *Syringa vulgaris.* Coupe optique de l'exine.

FIG. **88.** *Plantago media.* Coupe optique. — G. 4.

FIG. **89.** *Plantago media.* Exine vue de face. — G. 5.

FIG. **90.** *Plantago media.* Le contenu débarrassé de l'exine prend une forme polyédrique. — D. 4.

FIG. **91.** *Vinca minor.* Pollen simple examiné dans l'air.

FIG. **92.** *Vinca minor.* Pollen dans l'eau; *h*, dans l'huile.

FIG. **93.** *Vinca minor.* Pollen après l'action du chloro-iodure de zinc.

FIG. **94.** *Vinca minor.* Pollen composé en tétrade, couche cellulosique interne, passant d'une cellule à l'autre.

FIG. **95.** *Periploca graeca.* Tétrade.

FIG. **96.** *Hyoscyamus niger.* Exine réticulée portant trois sillons réunis à un pôle. DD. 5.

FIG. **97.** *Hyoscyamus niger.* Disposition des sillons sur l'autre pôle.

FIG. **98.** *Nicotiana tabacum.* Exine réticulée. — G. 5.

FIG. **99.** *Doronicum sp?* L'exine est dissoute par CrO_3 à 25 o/o. L'intine n'est pas cellulosique.

FIG. **100.** *Blitum bonus Henricus.* Exine. — G. 5.

FIG. **101.** *Buxus sempervirens.* Exine externe. — G. 5.

FIG. **102.** *Buxus sempervirens* en coupe optique.

FIG. **103.** *Buxus sempervirens.* Exine interne et intine en coupe optique.

FIG. **104**, *Buxus sempervirens.* Intine interne constituée par un réseau cellulosique (vue de l'intérieur); *ie*, intine externe. — D. 4.

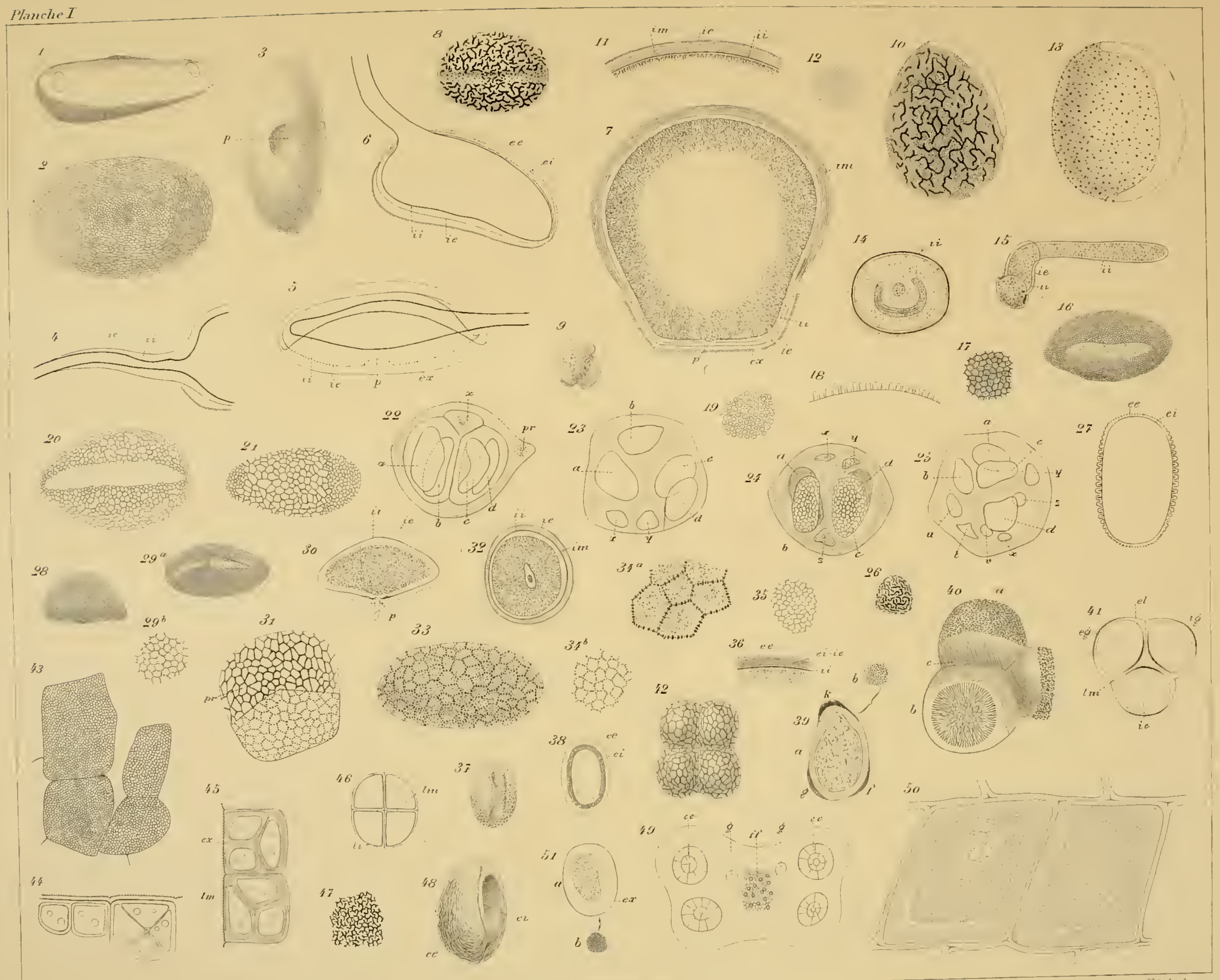
FIG. **105.** *Melandrium diurnum.* Les pores nombreux de l'exine présentent à leur centre des granulations cutinisées protégeant l'intine.

FIG. **106.** *Polemonium cæruleum.* Exine réticulée.

FIG. **107.** *Taxus baccata.* Pollen dans l'air.

FIG. **108.** *Taxus baccata.* Pollen dans l'eau; *e*, exine déchirée; *ei*, couche externe de l'intine; *im*, couches moyennes; *ii*, couche cellulosique interne de l'intine.

Planche I



Bourgeois ad nat. del.

F. ...


Planche II

LES

CELLULES NERVEUSES

DU

SYMPATHIQUE

chez quelques Mammifères et chez l'Homme

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le 20 avril* 1892.)

LES CELLULES NERVEUSES DU SYMPATHIQUE

CHEZ QUELQUES MAMMIFÈRES ET CHEZ L'HOMME.

KÖLLIKER appliqua le premier, en 1889(1), la méthode rapide de GOLGI à l'étude de la structure interne des ganglions du système nerveux sympathique. Dans le ganglion cervical supérieur du veau il parvint à mettre en évidence un certain nombre de cellules nerveuses, qui toutes étaient *multipolaires* et pourvues de longs prolongements assez épais. Ceux de ces prolongements qui étaient colorés sur une certaine longueur se ramifiaient une, deux ou trois fois pour finir par des bouts tronqués plus minces. Outre ces prolongements ramifiés, il y en avait d'autres, plus courts ou plus longs, dépourvus de ramifications et qui faisaient l'impression de devoir se continuer avec des fibres nerveuses amyéliniques. A côté de ces prolongements, réduits en même temps que les cellules nerveuses dont ils dépendaient, KÖLLIKER trouva encore dans ses coupes de nombreuses fibres ramifiées, courtes et longues qu'il considère aussi comme des prolongements cellulaires. Sur ces fibres il a pu constater en toute évidence « dass auch mehr als Dreitheilungen vorkommen und dass die letzten Endigungen eher feiner sind als die marklosen Fasern die in den Präparaten schwarz gefärbt, und bundelweise beisammenliegend in Menge sich fanden. »

De ces quelques données, que nous avons tenu à reproduire presque textuellement, il semble résulter qu'en se basant sur les résultats fournis par la méthode de GOLGI, les cellules nerveuses du ganglion cervical supérieur du veau sont toutes multipolaires et que, parmi leurs prolongements, les uns se ramifient une ou plusieurs fois pour se terminer par des bouts plus minces que les fibres nerveuses, tandis que les autres restent

(1) KÖLLIKER : *Histologische Mittheilungen*; Sitzungs-Ber. d. Phys - Medic. Gesellsch. zu Würzburg, octobre 1889, p. 166 et 167.

indivis et semblent se continuer avec des fibres sans myéline. Les cellules nerveuses du sympathique se comporteraient donc comme les cellules nerveuses du système cérébro-spinal : comme celles-ci elles auraient des prolongements ramifiés ou protoplasmatiques et des prolongements cylindraxils. Mais, tandis que dans le système nerveux cérébro-spinal chaque cellule nerveuse n'a le plus souvent qu'un seul prolongement cylindraxil, chaque élément du système nerveux sympathique en aurait toujours plusieurs.

Dans un autre ganglion du veau, où les essais d'imprégnation avaient aussi quelque peu réussi, KÖLLIKER retrouva encore les deux espèces de prolongements. De plus, les faits semblent prouver, dit-il, « dass viele Ganglienzellen an zwei Enden in kleine Bündel markloser Fasern übergehen und mit den verästelten Ausläufern anastomosiren. »

Au mois d'août 1891, RAMON Y CAJAL publia deux notes sur la structure des ganglions du sympathique. Dans la première communication (1) il a pris comme objet d'étude le ganglion cervical supérieur de l'embryon de poulet du 14e au 18e jour d'incubation. Il trouve, comme KÖLLIKER, que toutes les cellules nerveuses sont multipolaires, mais pour lui, dans le plus grand nombre des cas, chaque cellule nerveuse n'a qu'un seul prolongement cylindraxil et plusieurs prolongements protoplasmatiques se terminant librement par une petite nodosité. Pour certaines cellules cependant, probablement les plus volumineuses, il semble incliné à admettre deux, trois ou plus de prolongements cylindraxils, en harmonie avec ce qu'il a décrit dans les villosités intestinales où la plupart des expansions lui paraissent avoir le caractère fonctionnel.

Dans la seconde communication, publiée immédiatement après la première (2), il étudie les ganglions sympathiques d'embryons de pigeon du 14e au 16e jour d incubation, et arrive à des résultats tout à fait différents. De ses nouvelles recherches il conclut que les cellules nerveuses du sympathique ne possèdent pas d'expansions protoplasmatiques se terminant en pointe, mais que toutes les expansions sont de nature nerveuse ou cylindraxile. Il divise ces prolongements en deux groupes : des prolongements *courts* qui se terminent probablement par des arborisations libres dans le même ganglion, et des prolongements *longs*, qui sont en même temps plus gros et destinés à dépasser les limites du ganglion.

(1) RAMON Y CAJAL : Pequenas contribuciones. ...... I. *Estructura y conexiones de los ganglios simpaticos.* Barcelone, 1891.

(2) RAMON Y CAJAL : Pequenas contribuciones.. ..... VI. *Algunos detallos mas sobre las celulas simpaticas*; Barcelone, 20 août 1891.

Les *prolongements longs* (ramas largas) sont variables de cellule à cellule. Dans les éléments nerveux les plus volumineux, ils se disposent, comme l'a observé KÖLLIKER, en faisceaux qui vont à la rencontre de faisceaux semblables venant des éléments voisins; ces faisceaux s'entrecroisent d'une façon très compliquée et donnent ainsi naissance à un plexus très irrégulier de fascicules nerveux.

Ces expansions, après un trajet d'une longueur variable, entrent ou dans un cordon intermédiaire qui unit deux ganglions, ou dans un nerf sympathique périphérique. Chaque cellule nerveuse peut envoyer plusieurs cylindre-axes ascendants dans le cordon intermédiaire ou commissure longitudinale, et quelques cylindre-axes dans les nerfs périphériques. Un même cylindre-axe peut, en se divisant, donner naissance à plusieurs fibres.

Dans sa FIG. 15, RAMON Y CAJAL représente différentes cellules nerveuses pourvues de nombreux prolongements cylindraxils, dont plusieurs se bifurquent encore pour devenir ou des fibres longitudinales ou des fibres périphériques.

Les *prolongements courts* se poursuivent difficilement. A part quelques branches grossières qui se terminent librement à une petite distance de la cellule d'origine, toutes les autres s'étendent très loin en suivant un trajet flexueux. Les plus fines semblent ne pas sortir du ganglion, et se résoudre en une arborisation variqueuse, large et très étendue.

Tous ces prolongements entrecroisés produisent deux plexus : l'un de fibres grosses, formé par les prolongements longs, et l'autre de fibres plus fines, ramifiées, variqueuses et flexueuses, formé en partie par les prolongements courts des cellules nerveuses, en partie aussi par les collatérales et les ramifications terminales des fibres commissurales.

Cette seconde communication confirme donc quelques faits signalés dans la première et rectifie la première appréciation de RAMON Y CAJAL en deux points très importants :

1° Les expansions courtes ne se terminent pas en pointe dans le voisinage de la cellule d'origine. Cette disposition ne s'observe que sur des cellules incomplétement imprégnées ou, peut-être, peu développées. Comme les expansions longues, les expansions courtes sont de nature cylindraxile et se terminent par des arborisations libres, fines et variqueuses.

2° Toute cellule paraît avoir plusieurs expansions longues, 4, 6 ou plus. Celles de ces expansions qui deviennent des fibres commissurales longitudinales, émettent sur leur trajet des branches collatérales et finissent par des arborisations terminales libres.

Enfin dans une troisième communication, datée du 25 novembre et publiée le 10 décembre 1891 (1), Ramon y Cajal revient sur ses observations antérieures. Il a étudié cette fois les ganglions sympathiques du chat et du chien adultes, et il arrive à des conclusions qui diffèrent encore une fois de celles obtenues précédemment.

Les cellules nerveuses sont multipolaires. Elles possèdent deux espèces de prolongements : des prolongements *courts* et des prolongements *longs*. Les prolongements *courts* sont de véritables prolongements protoplasmatiques. Leur nombre varie de 2 à 20. La plupart se terminent à quelque distance de la cellule d'origine, par des arborisations terminales qui enveloppent le corps des cellules voisines en formant autour de chaque élément nerveux un nid péricellulaire.

Les prolongements *longs* sont des prolongements cylindraxils. Dans l'immense majorité des cas, chaque cellule nerveuse n'en possède qu'*un seul*, qui se continue manifestement avec une fibre de Remak.

Ces résultats si divergents et si contradictoires, obtenus par un observateur aussi sagace que Ramon y Cajal, prouvent suffisamment toute la difficulté et toute la complexité du problème et justifient amplement de nouvelles recherches.

Ces recherches nous les avons entreprises sur le ganglion cervical supérieur du chien adulte, du chien et du chat nouveau-nés et sur le ganglion cervical supérieur d'un embryon humain de 25 centimètres. Elles nous ont conduit à des résultats qui confirment en partie les faits signalés par Kölliker et Ramon y Cajal.

Quelques mots d'abord concernant la méthode suivie.

Les cellules nerveuses du sympathique s'imprègnent difficilement par le chromate d'argent quand on emploie la méthode ordinaire. C'est là le motif pour lequel les recherches que nous avons faites l'été dernier sur les ganglions sympathiques ne nous ont donné aucun résultat. Pour obtenir à coup sûr des réductions satisfaisantes, il faut avoir recours à la *double* et même à la *triple imprégnation* recommandée par Ramon y Cajal. C'est là un procédé pour ainsi dire infaillible. Des nombreux ganglions sympathiques de chien et de chat nouveau-nés et adultes que nous avons coupés, pas un seul n'a résisté complètement à la double imprégnation. Les résultats ont été tout aussi favorables pour les ganglions cérébro-spinaux. Grâce à cette

(1) Ramon y Cajal : Notas preventivas....... II. *Estructura del gran simpatico de los mamiferos*; Extraido de la Gaceta sanitaria del 10 de diciembre 1891.

méthode nous avons trouvé, ainsi que nous le décrirons bientôt, que chez les mammifères et chez l'homme, le ganglion de GASSER du trijumeau, le ganglion pétreux du glosso-pharyngien et le ganglion plexiforme du pneumogastrique sont formés des mêmes éléments nerveux que les ganglions spinaux, à savoir : des cellules unipolaires dont le prolongement unique se bifurque à une distance variable du corps cellulaire pour donner naissance à une fibre centrale et à une fibre périphérique.

A ceux de nos collègues, qui seraient désireux de reprendre et de contrôler nos recherches, nous conseillons d'opérer de la manière suivante :

Les ganglions extraits de l'animal tué par le chloroforme sont portés directement dans le mélange osmio-bichromique.

Acide osmique	1 o/o	5 parties.
Bichromate de potassium	3 o/o	20 parties.

Les ganglions séjournent dans ce mélange pendant trois jours à l'obscurité et à la température ambiante.

Au bout de trois jours on les lave rapidement à l'eau distillée et on les porte dans une solution de nitrate d'argent à 0,75 o/o(1). Si le lavage à l'eau distillée a été trop prolongé, il ne se forme plus de précipité apparent. Il nous a toujours semblé qu'un léger précipité était de bonne augure, aussi quand il fait défaut, nous ajoutons au bain d'argent quelques gouttes de la solution osmio-bichromique.

Les pièces séjournent dans le bain d'argent à l'obscurité au moins deux jours.

Nouveau lavage rapide à l'eau distillée, puis seconde immersion dans la même solution osmio-bichromique qui a servi la première fois et que nous avons conservée.

Après trois jours et après un nouveau lavage rapide à l'eau distillée, les pièces retournent dans le bain d'argent où elles peuvent rester à l'obscurité pendant un temps variable. Nous les y laissons au moins deux jours.

Enrobage rapide à la celloïdine, qui peut se faire facilement en une heure de temps. Les coupes ont une épaisseur de 75 μ à 100 μ. Recueillies dans de l'alcool à 90°, elles passent par la créosote et la térébenthine pour être montées dans la laque de Dammar dissoute dans le xylol.

---

(1) Nous avons cru pendant quelque temps que l'addition de quelques gouttes d'acide formique au bain d'argent favorisait la réduction ; des essais comparatifs nous ont montré que la réduction se fait d'une façon tout aussi régulière en employant la solution pure de nitrate d'argent.

Le premier fait que l'on constate avec une extrême facilité c'est que, conformément à la description de Kölliker et de Ramon y Cajal et conformément aussi à ce qui est généralement accepté par les auteurs, toutes les cellules nerveuses des ganglions sympathiques sont des cellules *multipolaires*. Ces cellules varient entre elles par leur forme, par leur volume et par le nombre et la disposition des prolongements qui en partent, ainsi que le montrent les figures ci-jointes. Tandis que certains éléments ne sont pourvus que de 4 ou 5 prolongements, on en voit d'autres qui en possèdent 10, 12 et même plus. Dans certaines cellules les prolongements naissent de tout le pourtour du corps cellulaire, chez d'autres, au contraire, presque tous les prolongements partent d'un même côté en formant un gros faisceau de prolongements enchevêtrés.

Ces prolongements ont-ils tous la même valeur?

C'est là sans doute la question la plus importante à résoudre. Nous avons vu plus haut que Kölliker admet deux espèces d'expansions : des prolongements protoplasmatiques et des prolongements cylindraxils. Ramon y Cajal a d'abord partagé la manière de voir de Kölliker; puis, après de nouvelles recherches, il a changé d'avis : dans le sympathique d'embryons de poulet et de pigeon il niait l'existence de prolongements protoplasmatiques et considérait toutes les expansions cellulaires comme de nature cylindraxile. Dans sa troisième communication il abandonne cependant complétement cette opinion, et il revient à l'idée émise par lui dans sa première note : avec Kölliker il reconnaît aux cellules nerveuses sympathiques des prolongements protoplasmatiques et des prolongements cylindraxils.

Cette manière de voir est aussi la nôtre. Dans toutes nos préparations où la réduction pouvait être considérée comme complète, nous avons toujours trouvé aux cellules nerveuses des prolongements courts, se ramifiant et se terminant dans le voisinage du corps cellulaire; et des prolongements longs, que l'on pouvait poursuivre sur une grande étendue, conservant toujours leur diamètre primitif sans émettre de branches collatérales. Ce fait nous semble avoir une importance capitale puisqu'il établit une analogie de structure entre les éléments du système nerveux sympathique et les éléments du système nerveux cérébro-spinal, analogie de structure qu'on ne pouvait admettre aussi longtemps que l'on croyait que tous les prolongements des cellules sympathiques se continuaient avec des fibres de Remak : « En résumé, dit Ranvier, en traitant des éléments des ganglions sympa-

thiques (1), les cellules nerveuses des ganglions sympathiques des mammifères sont multipolaires; de leurs pôles partent des fibres de Remak. Toutes les fibres qui en émanent présentent les mêmes caractères, il n'y a donc pas lieu de leur considérer, comme aux cellules des centres, des prolongements protoplasmatiques et un prolongement cylindraxil. »

Cette manière de voir de Ranvier s'explique facilement. En dissociant des ganglions sympathiques fixés par l'acide osmique, le savant histologiste français a obtenu des cellules nerveuses pourvues d'un grand nombre de prolongements présentant tous le caractère cylindraxil. Il en a conclu nécessairement que tous ces prolongements devaient se continuer avec des fibres nerveuses. Mais en opérant par dissociation, les prolongements cellulaires ne sont pas conservés dans toute leur longueur; on n'en obtient que des tronçons plus ou moins longs comme le montre les figures 380 et 381 du *Traité technique d'histologie* de Ranvier. Or, comme nous le verrons plus loin, les prolongements protoplasmatiques des cellules sympathiques ont, dans leurs caractères extérieurs, beaucoup d'analogie avec les prolongements cylindraxils, à tel point que, s'ils n'étaient réduits que sur une partie de leur trajet, on ne saurait les distinguer du véritable prolongement cylindraxil. C'est seulement quand ces prolongements sont conservés dans toute leur intégrité qu'on peut se convaincre de ce fait : qu'un seul d'entre eux se continue avec une fibre nerveuse, tandis que tous les autres se ramifient et se terminent librement dans le voisinage de la cellule d'origine. La méthode de Golgi est la seule jusqu'ici qui permette de faire cette constatation.

Nous allons décrire brièvement les caractères particuliers des deux espèces de prolongements.

1° *Prolongements longs.* Ce sont les véritables prolongements cylindraxils, ceux qui doivent se continuer avec une fibre nerveuse, soit avec une fibre centrale ou commissurale reliant entre eux deux ganglions, soit avec une fibre périphérique. Nous avons proposé dans un autre travail (2) de leur donner le nom de *prolongements à conduction cellulifuge.* Kölliker pense que chaque cellule nerveuse possède plusieurs prolongements cylindraxils. Ramon y Cajal a été pendant quelque temps indécis. Après avoir admis que la plupart des cellules ne possèdent qu'un seul prolongement nerveux, sans nier toutefois la possibilité pour les cellules volumineuses

(1) Ranvier : *Traité technique d'histologie*; Paris, 1889, p. 793.

(2) A. Van Gehuchten : *La structure des lobes optiques*; La Cellule, t. VIII, 1er fasc., 1892.

d'en avoir plusieurs, il attribue, dans sa deuxième communication, la nature cylindraxile à toutes les expansions. A la fin de son dernier travail, il admet que, dans l'immense majorité des cas, chaque cellule nerveuse ne possède qu'un seul prolongement devenant fibre nerveuse.

Nos observations sur le ganglion cervical supérieur du chat nouveau-né, FIG 1 et 4, du chien nouveau-né, FIG. 2, du chien adulte et d'un embryon humain, FIG. 3, confirment cette dernière opinion. Dans les cellules nerveuses les plus complétement réduites nous n'avons jamais trouvé qu'un seul prolongement cylindraxil. Ce prolongement naît le plus souvent directement du corps cellulaire. Quelquefois cependant nous l'avons vu partir d'un prolongement protoplasmatique, FIG. 1 et 2, *a*. Il a des contours nets et réguliers, et présente souvent sur son trajet de petits renflements fusiformes. Nous l'avons poursuivi bien des fois sur une longueur considérable, et nous ne l'avons jamais vu émettre de branches collatérales dans le ganglion même où il a sa cellule d'origine.

Prolongements courts ou prolongements à conduction probablement cellulipète. Les prolongements courts existent en nombre variable. Ils correspondent, sans aucun doute, aux prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses cérébro-spinales. Ils en diffèrent cependant par certains caractères qui les rapprochent, morphologiquement du moins, des prolongements cylindraxils. Quand ils ne sont pas très nombreux et qu'ils atteignent une certaine longueur, ils sont généralement assez épais, présentent des contours nets, réguliers et des épaississements fusiformes, comme les prolongements cylindraxils. Ces caractères sont quelquefois nettement prononcés, et alors, si la réduction a été incomplète et que les prolongements sont colorés sur une partie de leur longueur seulement, ceux-ci se ressemblent entre eux au point qu'il serait impossible de dire lequel de ces prolongements va devenir une fibre nerveuse. Ce sont probablement des cellules dont les prolongements n'avaient été conservés que sur une petite étendue, que RANVIER a obtenues par dissociation et qui lui ont fait émettre l'idée que tous les prolongements allaient se continuer avec des fibres de REMAK. Mais quand la réduction est complète, tout doute disparaît; le véritable prolongement cylindraxil se distingue alors facilement des autres.

Les plus longs et les plus épais des prolongements protoplasmatiques se bifurquent à une distance variable du corps cellulaire. Cette bifurcation

se fait toujours au niveau d'un épaississement triangulaire. Les deux branches qui en partent sont excessivement grêles par rapport au prolongement dont elles proviennent, elles sont généralement moniliformes, s'écartent brusquement l'une de l'autre et s'insinuent entre les corps des cellules voisines pour se terminer librement, soit comme telles, soit après une nouvelle bifurcation. Quelquefois les deux branches de bifurcation, après s'être éloignées l'une de l'autre, se rapprochent jusqu'à se toucher et circonscrivent ainsi un cercle presque complet dans lequel se trouve englobé le corps d'une cellule voisine. Une pareille disposition se trouve représentée dans les FIG. 1 et 2, FIG. 3, *b* et FIG. 6, *a*.

RAMON Y CAJAL désigne cette disposition sous le nom de *nid péricellulaire*. Il la décrit et la figure dans son dernier travail comme un fait fréquent et caractéristique d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiques. D'après ce savant, la plupart des prolongements courts se terminent par ces arborisations péricellulaires qui auraient pour fonction d'associer entre elles plusieurs cellules voisines. Dans les nombreuses préparations que nous avons étudiées avec le plus grand soin, nous avons trouvé bien des fois les nids péricellulaires décrits par RAMON Y CAJAL, mais la fibrille qui, par ses ramifications, entourait ainsi le corps d'une cellule, était le plus souvent indépendante, de sorte qu'il nous était impossible de dire si c'était un prolongement protoplasmatique, un prolongement cylindraxil ou une collatérale d'une fibre nerveuse longitudinale.

Nous avons rendu, dans la FIG. 6, aussi fidèlement que possible, quelques-uns de ces nids péricellulaires. Nous y reviendrons plus loin. Cinq fois seulement nous avons vu un prolongement manifestement protoplasmatique se comporter de la façon décrite plus haut, FIG. 1, *b*, 2, *b*, 3, *b* et 6, *a*. Sans vouloir contester la rectitude des faits signalés par le savant espagnol, nous croyons que la chose est moins fréquente qu'il ne le pense. Aussi ne pouvons-nous donner aucune valeur spéciale à une pareille disposition des branches terminales de certains prolongements protoplasmatiques. Nous la considérons simplement comme accidentelle : la bifurcation se faisant au niveau d'un corps cellulaire, les deux branches terminales doivent nécessairement s'écarter l'une de l'autre, contourner le corps de la cellule pour se terminer dans les espaces intercellulaires.

A côté de ces prolongements présentant ainsi une ou deux bifurcations, on en voit d'autres qui se résolvent brusquement en un bouquet de branches terminales longues, grêles et moniliformes, FIG. 1, 2 et 3, *c*. Si cette

division se fait au niveau d'une cellule voisine, les branches s'écarteront nécessairement les unes des autres et pourront donner naissance à un nid péricellulaire.

Les cellules nerveuses placées dans les couches les plus externes du ganglion et pourvues de prolongements protoplasmatiques longs ont une grande tendance à envoyer ces prolongements vers la face libre du ganglion, ainsi que le montre la cellule *e* de la FIG. 2 et surtout la cellule reproduite dans la FIG. 4 à un grossissement de 430 diamètres (ZEISS : DD, 4). Il n'est pas inutile de faire remarquer que les couches les plus superficielles du ganglion sont formées de fibres nerveuses longitudinales émettant sur leur trajet des fines collatérales qui s'enfoncent dans le ganglion. Les prolongements protoplasmatiques viennent donc là plus facilement en contact avec les ramifications collatérales et terminales des fibres nerveuses pour percevoir l'ébranlement nerveux et le transmettre au corps cellulaire et au prolongement cylindraxil.

Mais toutes les cellules nerveuses ne sont pas pourvues de prolongements longs et épais. Pour un grand nombre les expansions sont toutes grêles, les longues aussi bien que les courtes. Elles naissent alors en nombre considérable d'une face ou de deux faces opposées du corps cellulaire, s'enchevêtrent les unes dans les autres et produisent un faisceau compact dans lequel il est difficile de suivre chaque prolongement pour son compte, FIG. 1, 2, 3, *d* et 5. Tous ces prolongements présentent sur leur trajet de petites varicosités et se terminent librement en pointe. Quelquefois l'un ou l'autre se bifurque mais alors les deux branches ne s'écartent presque jamais considérablement l'une de l'autre. Aussi ces prolongements ne produisent qu'exceptionnellement des nids péricellulaires.

Ce sont probablement des cellules de ce genre que KÖLLIKER a eues en vue quand il dit « dass viele Ganglienzellen an zwei Enden in kleine Bündel markloser Fasern übergehen... »

Les cellules nerveuses avec leurs prolongements protoplasmatiques multiples et leur prolongement cylindraxil unique ne sont pas les seuls éléments des ganglions qui subissent la réduction par le chromate d'argent. Dans toutes les coupes quelque peu réussies, on trouve encore des faisceaux compacts de fibres nerveuses qui traversent le ganglion en tous sens, et un nombre considérable de fines fibrilles variqueuses qui courent tortueusement entre les cellules nerveuses, s'entrecroisent, s'enchevêtrent et produisent dans le ganglion une masse granuleuse comparable au premier aspect à la *Punksubstanz* décrite par LEYDIG dans les ganglions nerveux

des animaux inférieurs. Ces fibrilles variqueuses se comportent de plusieurs façons, FIG. 6. Ou bien elles se terminent librement par une petite nodosité, *g*; ou bien elles se divisent en deux ou trois petites branches terminales, *b*; quelquefois elles se bifurquent, *d*, les deux branches qui en résultent s'écartent souvent l'une de l'autre et émettent de fines ramilles collatérales qui enveloppent le corps d'une cellule nerveuse en produisant un nid péricellulaire, *e*. D'autres fois encore elles se plient et se replient sur elles-mêmes de façon à entourer le corps d'un élément voisin d'un véritable plexus de rameaux grèles et variqueux. Ces arborisations terminales ressemblent aux nids péricellulaires décrits et figurés par RAMON Y CAJAL. Pour le savant espagnol, c'est là le mode de terminaison de la plupart des prolongements protoplasmatiques. Nous pouvons difficilement nous prononcer sur la véritable nature de ces fibrilles variqueuses. Il est certain, à nos yeux, qu'un certain nombre d'entre elles ne sont que des prolongements protoplasmatiques de cellules nerveuses; mais ce que nous pouvons assurer en toute certitude, c'est que plusieurs de ces fibrilles sont les branches collatérales et même les ramifications terminales de fibres nerveuses longitudinales ou commissurales. Cela était certainement le cas pour les fibrilles *c*, *d*, *e* et *g* de la FIG. 6. Nous savons, en effet, par les observations de RAMON Y CAJAL sur les ganglions thoraciques de l'embryon de poulet, qu'un grand nombre de fibres nerveuses traversent le ganglion et y émettent de nombreuses branches collatérales.

Nous avons observé aussi dans quelques ganglions, des fibres nerveuses émettant des collatérales. La FIG. 7 représente les quelques exemples que nous avons rencontrés jusqu'ici. La fibre nerveuse 1 émet trois branches collatérales *c* qui se perdent entre les cellules voisines; de plus elle se bifurque deux fois et donne naissance à des branches volumineuses, véritables fibres nerveuses qu'il nous a été impossible de poursuivre jusqu'à leur terminaison. La fibre 2 donne aussi une collatérale, *c*. La fibrille 3 est une collatérale provenant d'une fibre coupée transversalement.

Les fibres 4 et 5 représentent sans aucun doute les ramifications terminales de fibres nerveuses provenant de cellules placées dans un autre ganglion.

D'ailleurs les données que nous avons acquises sur les relations qui existent entre les différents ganglions et sur la terminaison des prolongements cylindraxils des cellules nerveuses, sont encore très incomplètes. Ce n'est certes pas le ganglion cervical supérieur des mammifères qui convient pour cette étude.

CONCLUSIONS.

1° Les éléments nerveux du sympathique sont comparables en tous points aux éléments du système nerveux cérébro spinal. Comme ceux-ci, ils sont pourvus de deux espèces de prolongements : des prolongements courts, protoplasmatiques ou à conduction probablement cellulipète, et des prolongements longs, cylindraxils ou à conduction cellulifuge.

2° Les prolongements protoplasmatiques existent en nombre variable. Le plus souvent ils présentent une ou deux bifurcations avant de se terminer entre les cellules voisines. Quelquefois cependant ils restent indivis. Ils se terminent toujours librement. La disposition en nid péricellulaire est accidentelle et n'a pas l'importance que Ramon y Cajal est tenté de lui attribuer.

3° Chaque élément nerveux ne possède qu'un seul prolongement cylindraxil se continuant avec une fibre nerveuse.

EXPLICATION DES FIGURES

NOTE. Nous avons réuni dans les figures **1**, **2**, **3**, **6** et **7** des cellules ou des fibres nerveuses prises dans différentes coupes.

FIG. **1**. Cellules nerveuses du ganglion cervical supérieur du chat nouveau-né.

FIG. **2**. Cellules nerveuses du ganglion cervical supérieur du chien nouveau-né.

FIG. **3**. Cellules nerveuses du ganglion cervical supérieur d'un embryon humain de 25 centimètres.

cy : Prolongement cylindraxil.

a : Cellules nerveuses dont le prolongement cylindraxil naît d'un prolongement protoplasmatique.

b : Prolongements protoplasmatiques dont les deux branches de bifurcation entourent le corps d'une cellule voisine.

c : Cellule dont un prolongement protoplasmatique se résout brusquement en une touffe de branches plus grêles.

d : Cellules dont les prolongements protoplasmatiques longs et grêles, naissent tout près l'un de l'autre de façon à produire des faisceaux de fibrilles enchevêtrées.

e : Cellule nerveuse placée dans les couches externes du ganglion et envoyant ses prolongements protoplasmatiques dans les zones les plus superficielles.

FIG. **4** et **5**. Cellules nerveuses du ganglion cervical supérieur du chat nouveau-né, dessinées à la chambre claire au grossissement de ZEISS, D, 4. La ligne ponctuée de la FIG. **4** indique la limite du ganglion.

cy : Prolongement cylindraxil.

Les prolongements protoplasmatiques de la FIG. **4** se dirigent tous vers la surface du ganglion.

FIG. **6**. Quelques fibrilles nerveuses prises dans le ganglion cervical supérieur du chien nouveau-né et produisant des nids péricellulaires.

a : Cellule nerveuse incomplétement réduite dont un prolongement protoplasmatique se bifurque et entoure le corps d'une cellule voisine.

Les fibrilles *c*, *d*, *e* et *g* sont certainement ou des branches collatérales ou des branches terminales de fibres nerveuses. Les autres ne sont probablement que des prolongements protoplasmatiques.

FIG. **7**. Branches collatérales et ramifications terminales de quelques fibres nerveuses dans le ganglion cervical supérieur du chien nouveau-né.



A Van Gehuchten, ad nat del

F Giele, sc

LE TUBE DIGESTIF

DES ÉDRIOPHTHALMES

ÉTUDE ANATOMIQUE ET HISTOLOGIQUE

PAR

le Dr MANILLE IDE

ASSISTANT A L'INSTITUT CYTOLOGIQUE DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 15 *mars* 1892).

LE TUBE DIGESTIF DES ÉDRIOPHTHALMES

APERÇU HISTORIQUE.

Les recherches sur le tube digestif des édriophthalmes n'ont pas fait défaut, du moins les recherches anatomiques. Elles se trouvent malheureusement répandues dans de nombreux mémoires portant des titres divers, souvent très généraux.

L'histologie, au contraire, n'a fait l'objet d'aucun mémoire *spécial et détaillé*.

Depuis que les dissections fines se font dans les laboratoires, on décrit chez ces animaux un œsophage étroit montant vers un estomac dilaté, appelé estomac masticateur, par analogie avec celui des décapodes; puis un intestin moyen rectiligne, recevant à son début les glandes hépatiques, et un intestin postérieur très court (Ramdohr, Treviranus, Rathke, Bruzelius, Brandt).

Les détails de ces diverses parties, par leur petitesse et leur complication, ont opposé aux zootomistes de grandes difficultés; aussi les données que l'on possède à leur sujet sont-elles encore aujourd'hui assez rudimentaires.

De plus, les descriptions sommaires des auteurs sont parfois fort difficiles à concilier entre elles, même quand elles portent sur des espèces fort rapprochées. Claus en 1887, après avoir décrit le *Tanais apseudes*, se déclare dans l'impossibilité de rapprocher les pièces de l'estomac broyeur de celles qu'on a décrites chez les autres isopodes et chez les amphipodes.

Certains auteurs ont cherché à comparer les productions d'un édriophthalme donné avec les parties qui leur paraissaient semblables chez d'autres crustacés plus élevés, particulièrement chez les décapodes. Nos recherches

nous ont permis de constater que plusieurs de ces rapprochements sont erronés. Leur inexactitude provient surtout de l'ignorance dans laquelle on se trouvait au sujet de la valeur relative de ces pièces chez les édriophthalmes eux-mêmes. Une étude comparée et minutieuse faite dans ce groupe pris à part peut seule établir cette valeur.

L'anatomie comparée du système digestif des crustacés en général est encore à faire; et l'étude approfondie de celui des édriophthalmes est un élément nécessaire à cette comparaison générale.

Dans ces conditions, l'on comprend qu'il est fort difficile d'exposer en détail la part heureuse ou malheureuse qu'a prise chaque auteur au développement de nos connaissances sur ce sujet. Néanmoins nous tenterons de donner d'abord un court résumé des principales observations qui ont eu pour objet chacune des parties du système digestif, en nous bornant toutefois aux espèces que nous avons étudiées nous-même : l'*Oniscus murarius*, l'*Asellus aquaticus*, le *Gammarus pulex*, l'*Idotea tricuspidata*, la *Vibila mediterranea*, l'*Anilocra mediterranea*, l'*Ione thoracica* et le *Gyge branchialis*. Si nous touchons à l'histoire d'espèces voisines, c'est que nous croyons que leur structure est analogue. Ainsi il n'est point douteux que les crevettines et les caprellides se rapprochent énormément du *Gammarus*.

Intestin antérieur. Les glandes salivaires, dont l'existence a été contestée chez les crustacés (Siebold et Stannius), ont été signalées comme organes communs à tous les édriophthalmes, d'abord par Huet en 1883, puis par Rosenstadt qui ignorait le travail de l'auteur français. Déjà antérieurement, tous les meilleurs observateurs les avaient retrouvées dans les espèces qu'ils étudiaient, par exemple : Dohrn, Haller, Braun, Weber, Frenzel, Mayer, Claus. Mais ces glandes, bien qu'elles aient probablement des rapports physiologiques avec la digestion, ne s'ouvrent point cependant dans le tube digestif. Ce sont des glandes cutanées dont nous avons publié une étude cytologique il y a peu de mois (1).

Œsophage. Les quelques auteurs qui ont décrit l'œsophage ont parlé de sa longueur et de sa direction, et y ont signalé quatre replis longitudinaux dans les principales espèces, Lereboullet pour les cloportides terrestres, Huet dans la *Ligia oceanica*.

(1) Manille Ide : *Les glandes cutanées, etc* ; La Cellule, T. VII, 1891.

LEYDIG s'arrête un instant à l'examen histologique de cette région ; il met en lumière ce fait que la cuticule œsophagienne est portée par une matrice cellulaire et n'est pas elle-même formée de cellules. Sous cette matrice (hypoderme), HUET place deux couches musculaires, l'une longitudinale et l'autre transversale. Chez les caprellides, MAYER a mieux connu la musculature qui comprend, outre les muscles circulaires, des muscles extrinsèques reliant l'œsophage à la cuticule dermique.

Estomac. C'est ici que l'accord est le plus difficile à établir entre les divers auteurs, qui n'ont d'ailleurs pas étudié les mêmes animaux et qui n'ont jamais pris la peine d'en faire une étude comparée dans une série d'espèces.

Notons d'abord un premier fait.

Depuis les plus anciens auteurs jusqu'aux plus récents et aux plus autorisés, comme CLAUS (1888), presque tous ont subdivisé l'estomac des crustacés en deux portions : l'antérieure nommée cardiaque et la postérieure nommée pylorique. Pour les décapodes et la plupart des autres classes de crustacés, l'accord est complet à ce sujet (HUXLEY, MOCQUART, NAUCK, ALBERT, FRENZEL, CLAUS) ; cette subdivision est d'autant plus importante, qu'on attribue à chacune de ces portions des fonctions absolument différentes. Pour les édriophthalmes, il y a quelques auteurs qui ne parlent pas d'une pareille subdivision, tels sont : LEREBOULLET, LEYDIG, WEBER ; toutefois, ils attribuent, eux aussi, à la portion nommée pylorique la fonction valvulaire qu'on lui accorde ailleurs.

De ces deux régions de l'estomac, l'antérieure a toujours été la plus nettement décrite pour chaque espèce *séparément*, et la multitude de ses dents ou saillies chitineuses lui a fait octroyer le rôle de chambre masticatrice.

Au contraire, l'anatomie de la partie postérieure a été constamment négligée, et sa fonction physiologique a été réduite par tous au rôle unique de filtre, d'appareil valvulaire ou sphinctérien. DOHRN avait dit en étudiant l'*Asellus* qu'on n'entrevoyait pas la fonction de la chambre postérieure de l'estomac, « *während die hintere Kammer keine prononcirte Function verräth.* »

MILNE-EDWARDS, en parlant du cloporte, avoue que la partie pylorique est « *fort compliquée et difficile à comprendre.* »

CLAUS ne nous mène guère plus loin dans son dernier mémoire sur ce sujet : *Bedeutendere Schwierigkeiten verursacht die Ermittelung der speciel-*

leren Gestaltung des Pylorusabschnittes dessen complicirter, schwer zu verstehender Bau auch den Einsicht in die besondere Function hinderlich ist. Ailleurs encore il parle dù *Pylorusabschnitt mit seiner medianen complicirten Faltenbildung.*

Nous verrons dans nos conclusions combien les auteurs faisaient fausse route dans leurs suppositions sur la valeur anatomique et physiologique de cette région.

Lereboullet décrit l'intestin des isopodes terrestres avec beaucoup de détails. Il a disséqué le tube digestif et l'a ouvert d'un bout à l'autre; nous lui devons la connaissance des grandes lignes de sa structure. Le lecteur pourra retrouver un résumé de ses découvertes dans l'anatomie comparée de Bronn (Bronn's Klassen). Naturellement l'absence de coupes et le manque de grossissements suffisants n'ont pas permis à l'illustre zoologiste de s'orienter convenablement dans les détails complexes de l'estomac.

Il dessine dans l'estomac ouvert de l'*Armadillo* six pièces saillantes : une supérieure, une inférieure et deux paires de pièces latérales. Ses figures sont loin de donner une idée exacte de la forme, de la structure et surtout de la position relative de ces pièces et du rôle qu'elles doivent jouer.

Nous en ferons la critique au cours du travail, et nous verrons alors que c'est au niveau de la portion postérieure de l'estomac que l'auteur s'est égaré dans ses descriptions.

En 1855, Leydig en étudiant le *Porcellio scaber* y décrit comme pièces principales : « *ein oberer stiletförmiger Zahn und ein paar seitlicher Bogen. Letztere gehen.... nach vorn in kürzeren und längeren Borsten aus.* » En décrivant plus tard l'estomac du *Gammarus*, il ne parle guère que d'un « *System stärkerer und feinerer Borsten die an gewissen Stellen zu bedeutender Längeauswachsen, an anderen zu feinen Höckerspitzen herabsinken.* » Les grosses dents près de l'œsophage le frappent spécialement : « *mehrere Reihen dickerer Dornen.* » Mais il ne décrit en détail aucune de ces pièces et n'en donne aucun dessin.

Il est à remarquer qu'à la suite du travail de Lereboullet l'homologie entre les pièces stomacales des décapodes et celles des édriophthalmes fut admise par les auteurs classiques (Milne-Edwards). Nous verrons jusqu'à quel point leurs rapprochements étaient acceptables.

Dohrn en étudiant l'embryogénie de l'*Asellus aquaticus* poursuit le développement de l'estomac jusqu'à un stade avancé. Déjà il voit le com-

mencement de la division de cette cavité en deux parties : l'antérieure est le « *Kau- und Reibmagen* » et la postérieure est énigmatique. Il ne voit dans la dernière que des « *longitudinale Falten* ». Dans l'antérieure il existe des « *Reibplatten* » contre lesquels des reliefs chargés de dents recourbées viennent émietter les aliments. Nous aurons ultérieurement l'occasion de rapporter les découvertes embryogéniques de DOHRN.

SCHÖBL décrit chez l'*Haplophthalmus* une structure analogue : les *Reibplatten*, qu'il nomme *Planities herpetolithœformes*, portent des stries en arc parallèles « *bögenformigen parallelen Chitinrippen* ». Il ajoute que les *Oniscus*, *Porcellio*, *Armadillo* et *Typhloniscus* sont beaucoup plus compliqués.

SARS étudie avec beaucoup de soin, mais encore par simple dissection, le système digestif de l'*Asellus* et du *Gammarus*, déjà décrit rapidement par BRUZELIUS. Ses planches sont ce qu'il y a de mieux dans ce genre. Mais, pas plus que celles de LEREBOULLET, elles n'établissent avec toute la précision désirée la forme et les rapports des pièces contenues d'ans l'intestin, principalement dans sa portion pylorique.

GAMROTH, qui s'occupe des gammarides après avoir étudié les crevettines, trouve la structure des premiers plus compliquée que celle des dernières. Or, il n'a vu chez celles-ci que les reliefs dentés qu'il fait servir à l'émiettement des aliments, et un toit chargé de dents et présentant deux « *Chitinfalten* », qu'il dessine dans ce que DOHRN appelle la deuxième chambre. Enfin, il représente du côté dorsal deux valvules attachées longitudinalement aux côtés de la paroi supérieure. Elles se dirigent l'une vers l'autre sans se toucher et sont encore garnies de dents.

WEBER, en 1881, ne trouve rien à ajouter aux descriptions de LEREBOULLET et de SCHÖBL.

HUET, en 1883, en décrivant la *Ligia*, renvoie également sans restriction à LEREBOULLET.

Enfin en 1888, ROSENSTADT publie une monographie sans figures de l'*Asellus aquaticus*. Voici ce qu'il nous apprend de nouveau : le bord de l'orifice postérieur de l'œsophage porte deux bourrelets latéraux et inférieurs, saillants dans l'estomac et chargés de poils raides. La portion pylorique se relève pendant la mastication stomacale sans avoir d'autre fonction que celle de valvule. Il croit d'ailleurs à l'existence d'un sphincter entre l'estomac et l'intestin moyen.

Nous parlerons de l'historique des bopyrides dans le cours du mémoire.

Il nous resterait à résumer la description de l'*Idotea*, donnée par Rathke en 1833. Mais cette étude, déjà très ancienne, est faite tout entière par simple dissection. Nous épargnerons au lecteur la critique de ses multiples détails, parce que ceux-ci ne nous fourniraient aucun rapprochement utile; Milne-Edwards le dit lui-même.

Nous parlerons plus loin d'un mémoire de Weber sur une espèce très voisine : le *Glyptonotus sabini* ou *Idotea sabini*.

En général, les dessins de tous les auteurs sont pris à l'aide de grossissements beaucoup trop faibles.

Si le lecteur jetait un coup d'œil sur les dessins de Huxley, Mocquart, Nauck, Frenzel pour les décapodes, et sur ceux des savants qui ont étudié les édriophthalmes, Mayer, Weber, Roux, ainsi que sur les nombreuses planches publiées par Claus sur divers groupes, il s'avouerait probablement aussi impuissant que ce dernier (1) à s'orienter dans ce dédale. Le seul moyen d'y arriver était d'entreprendre une étude minutieuse et suivie de ces organes dans le groupe des édriophthalmes.

Nous avons tenté d'aborder cette tâche laborieuse et nos recherches nous ont conduit à la conclusion générale que nous énoncerons dès maintenant : *L'estomac broyeur des édriophthalmes est construit partout sur le même plan, et, parmi les nombreuses pièces qu'il contient, il y en a qui ont une importance plus grande que d'autres au point de vue morphologique. Elles se retrouvent jusque dans certaines formes dégradées, et sont les homologues évidents des pièces principales qui s'observent dans d'autres groupes de crustacés, en particulier chez les décapodes.*

Intestin moyen. L'intestin moyen de la plupart de ces espèces est, dit-on, rectiligne jusqu'à l'anus.

Brandt, Lereboullet et Schnitzler le représentent chez les oniscides avec assez d'exactitude. Ils décrivent aussi, sans pénétrer dans leur structure intime, les reliefs longitudinaux dorsaux, dont on ignore d'ailleurs les fonctions (Milne-Edwards, Huet, Weber).

Les grandes cellules épithéliales de cette région ont fait l'objet des observations de Carnoy et de Van Bambeke sur les altérations artificielles du noyau.

(1) Claus : *Eine detaillirtere Vergleichung mit den Decapodenmagen scheint, ebenso wie eine solche mit den Magen der Isopoden und Amphipoden, vorlaüfig nicht mit ausreichender Sicherheit möglich.*

Leydig signale dans quelques grandes cellules de cette portion intestinale la présence de quatre noyaux. En 1885, Carnoy dans sa *Cytodiérèse* dit qu'elles en contiennent souvent deux ou plus, jusqu'à 20 ou 30 dans les *Cirolana* et qu'ils se forment par sténose (1). Ziegler et Von Rath sont arrivés tout dernièrement à dés résultats semblables.

Enfin Huet a étudié le protoplasme de ces cellules avec de forts grossissements. Il voit des colonnes chitineuses en palissade traverser perpendiculairement cette couche épithéliale ; mais il ne distingue pas de limites cellulaires dans cette couche. Ces éléments lui paraissent « *être en continuité de substance à travers les colonnes en palissade qui les limitent sans les séparer.* » En outre, il n'a pas compris les altérations artificielles des noyaux.

La musculature de cette portion intestinale a été observée par Lereboullet et Huet. Les fibres longitudinales et circulaires, dans leurs figures, se croisent de manière à former des carrés réguliers. Gerstæcker en déduit l'hypothèse que la régularité des fibres musculaires est en rapport avec la régularité du pavement épithélial. Toutefois Huet signale sans préciser quelques anastomoses obliques entre les travées musculaires parallèles.

L'issue des glandes hépatiques avait été placée à la face dorsale de l'intestin moyen par Lereboullet. Mais d'autres auteurs ont reconnu qu'elles s'ouvrent sur la face ventrale. Quant aux glandes hépatiques, elles ont fait l'objet d'études spéciales de la part de Frenzel, Weber, Cattaneo ; nous en dirons un mot plus loin.

Sphincter ; *Rectum.* Derrière un sphincter, dont l'existence a été constatée dans toutes les espèces, se trouve un intestin terminal souvent appelé rectum.

Lereboullet place encore ici des glandes, comme dans la paroi de l'intestin moyen. Gerstæcker rapporte et admet ce détail. Huet dit ne rien trouver de semblable dans la *Ligia*, et Weber, enfin, pense qu'il n'y a aucune raison pour donner le titre de glandes à quelques grandes cellules de l'intestin. Huet signale près de l'anus une diminution dans les dimensions des cellules épithéliales et un simple renforcement des couches mus-

(1) *La Cytodiérèse des Arthropodes* ; La Cellule, t. I, p. 221. Voici comment s'exprime l'auteur : « C'est à l'étranglement du noyau, et nullement à la caryocinèse, que les cellules de l'intestin des isopodes, etc., sont redevables de leur multinucléarité si fréquente. les *Cirolana* sont des plus remarquables sous ce rapport. On y rencontre dans presque toutes les cellules de 10 à 30 noyaux parfaitement constitués, et dont plusieurs souvent subissent en même temps la division directe »

culaires communes à l'intestin. Claus, dans les espèces spéciales qu'il a décrites, trouve au rectum une musculature qui correspond à celle que nous représenterons dans nos espèces.

A propos des glandes dorsales annexées à la partie postérieure de l'intestin moyen des amphipodes, glandes habituellement nommées « tubes de Malpighi », nous donnerons dans le cours du travail un exposé des recherches embryologiques dont les résultats sont de nature à établir leur véritable valeur morphologique.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Avant d'aborder la partie descriptive de ce mémoire, nous prions le lecteur de jeter un coup d'œil sur la table des matières, afin de prendre connaissance de notre plan d'étude.

Nous tenons aussi à exprimer ici nos remerciments à Messieurs les professeurs Carnoy et Gilson. C'est à eux que nous devons l'idée première de ces recherches, qui ont été poursuivies à l'Institut cytologique de Louvain avec l'aide constante de leurs précieux conseils.

CHAPITRE I.

Descriptions anatomiques.

A. Oniscus asellus.

Les édriophthalmes étant en général des animaux de petite taille, il est absolument impossible d'acquérir une connaissance précise et détaillée de leur structure par la simple dissection au scalpel et aux ciseaux. Sans doute cette méthode ancienne est toujours la première à employer; mais, eût-elle à son service l'habileté la plus consommée, elle est absolument incapable de remplacer la méthode des coupes en série. Il est nécessaire de combiner ces deux moyens. C'est ce que nous avons fait.

Nous exposerons séparément d'abord les données que nous a fournies la simple dissection, puis les données plus complètes que nous avons retirées de l'étude des coupes.

A. *Étude des organes disséqués.*

MODE OPÉRATOIRE.

S'il est facile d'extraire l'intestin moyen d'un cloporte pour en étudier les remarquables cellules épithéliales, il est au contraire fort malaisé d'isoler l'intestin antérieur et l'intestin terminal; il est plus difficile encore d'en étudier l'intérieur qui présente des dispositions compliquées.

Nous avons procédé généralement comme il suit : l'animal bien séché est placé sur un porte-objets par le ventre ou par le dos, suivant l'organe dont on se propose de faire l'étude. Il y est fixé à l'aide d'un peu de paraffine qu'on fait fondre autour de lui et qui, en se figeant, en rive solidement tous les somites au porte-objets. On élève ensuite à une certaine distance de l'animal un mur à l'aide de bâtonnets de paraffine, qu'on fixe également au verre en les touchant d'une tige métallique chauffée, de manière à construire un baquet dans lequel on verse de l'eau, de l'alcool ou d'autres substances, afin d'opérer la dissection sous un liquide.

On attaque ensuite le test de chaque somite et de la tète à l'aide d'un scalpel fin et bien aiguisé. Cette opération, comme l'enlèvement des tissus inutiles, est rendue très facile grâce à l'immobilité complète à laquelle toutes les pièces squelettiques se trouvent réduites. Quiconque a tenté de disséquer un édriophthalme a dû éprouver combien il est difficile d'obtenir ce résultat par les moyens de fixation ordinaires.

On parvient ainsi à dégager le tube digestif sur toute sa longueur, à sectionner les fibres musculaires qui en relient les extrémités à la paroi du corps et à extirper l'intestin, en y laissant adhérer les organes masticateurs et l'arceau ventral du dernier segment qui porte l'orifice ou plutôt la fente anale.

Il est utile d'achever la préparation sur un porte-objets en la travaillant avec deux scalpels très aigus sous le microscope à dissection.

Après cela, il reste à ouvrir l'intestin longitudinalement pour en découvrir les détails internes. Cette opération, très simple au niveau de l'intestin moyen, devient fort difficile aux extrémités, et même impossible chez les individus de petite taille; elle est singulièrement facilitée quand l'intestin est à l'état de vacuité. On obtient facilement ce résultat en faisant jeûner les animaux; mais ce dernier traitement exige certaines précautions. En effet, il faut priver l'animal en expérience de toute substance organique ou terreuse qu'il puisse avaler, et cela sans le faire mourir soit par dessèchement, soit par épuisement musculaire, soit par asphyxie. Un vase de verre est une fort mauvaise prison pour les cloportes, ils y meurent très vite, même si l'on a soin d'y entretenir l'atmosphère humide qui leur est nécessaire. Ne parvenant pas à fixer leurs pattes aux parois, ils s'agitent sans relâche, se renversent sur le dos et meurent bientôt épuisés par les efforts qu'ils font pour se relever. De plus, si le vase est un peu profond, les gaz de leur respiration s'y accumulent et suffisent à les asphyxier. On les conserve facilement

dans un vase en terre cuite poreuse renversé sur une plaque de verre et entouré d'une triple bande de papier à filtrer, qu'on humecte de temps en temps. Après quatre ou cinq jours, l'intestin est complétement vidé, pourvu qu'on ait soin d'enlever leurs matières fécales, car ils les avalent quand la faim les presse.

DESCRIPTION.

Comme nous l'avons dit, la dissection est loin de fournir des données complètes et précises sur la structure du système digestif; c'est même à grand'peine que l'on parvient à l'aide des deux méthodes combinées à se former une idée satisfaisante de certains détails internes.

Après avoir enlevé avec les précautions indiquées les arceaux dorsaux de tous les somites et de la tête, on peut réussir à détacher le système digestif au complet et à le placer tout entier sur un porte-objets, pour l'examiner par sa face dorsale. Une bonne loupe, ou mieux un microscope armé d'un très faible grossissement, permet alors d'y reconnaître les parties que nous allons décrire rapidement, en nous servant des FIG. 1, 2 et 3.

Nous présentons ces figures plutôt comme des dessins explicatifs que comme des reproductions fidèles de l'appareil, tel qu'on l'a sous les yeux en le préparant comme il vient d'être dit.

Nous ne parlerons pas de l'armature buccale, qui est généralement fort dérangée sur les pièces obtenues par ce procédé. On les étudie le mieux en fixant la tête seule par sa face supérieure sur un porte-objets avec un peu de paraffine, comme nous l'avons indiqué, et en disséquant les pièces buccales une à une sous l'eau, à l'aide d'un scalpel très fin et d'un microscope à dissection. Ces pièces ont été très bien décrites, et nous nous bornerons à renvoyer le lecteur au travail de LEREBOULLET.

A la région des pièces masticatrices buccales fait suite un tube mince, cylindrique, mais présentant en avant une dilatation infundibuliforme *d*; c'est l'*œsophage*.

Dans l'axe de la portion cylindrique on remarque sans peine une double ligne brillante, présentant l'aspect d'une cuticule. Nous indiquerons la signification de cette ligne en étudiant nos coupes. Elle se continue en arrière avec la cuticule de la partie suivante

Le segment suivant du tube digestif se dilate brusquement, et le premier tronçon de cette partie constitue l'estomac des auteurs; nous le désignerons dans ces pages sous le nom de *poche malaxatrice*.

Cette poche n'est pas très nettement séparée de l'intestin; elle s'en distingue néanmoins par un faible renflement de sa partie médiane et par un léger étranglement de son extrémité postérieure.

Les nombreux tronçons de fibres musculaires, qui y restent adhérents, cachent notablement sa forme extérieure et surtout les appareils particuliers que loge sa cavité.

A cette partie fait suite un tube droit, long d'un centimètre environ, qui n'est autre que l'*intestin moyen*.

Nous comprenons sous la dénomination d'intestin moyen toute la portion qui s'étend entre les niveaux *A* et *D* de la FIG. 1.

Cette portion se subdivise en trois parties.

La première *AB* possède un calibre considérable, et sa longueur est proche de la moitié de la longueur totale de l'intestin moyen. On remarque sur la ligne médiane supérieure une opacité linéaire se terminant en arrière par une surface elliptique à contours nets. Cette bande est bordée de deux lignes claires, longées elles-mêmes par une ligne sombre. Cet aspect, comme le démontrera l'examen des coupes, correspond à une crête interne saillante, bordée de deux gouttières (LEREBOULLET et HUET).

Le segment suivant *BC* est moins large, presque régulièrement cylindrique et rectiligne; il ne présente aucune particularité à l'œil nu.

Ces deux premiers tronçons, en général, sont remplis d'aliments formant une masse noire ou plus ou moins brunâtre. Quand l'animal a été soumis à l'inanitiation, ils peuvent se montrer parfaitement vides; ils sont alors d'un blanc gris ou jaunâtre. On y distingue à la loupe, et même en certains endroits à l'œil nu, une infinité de taches blanches très petites; elles sont dues aux noyaux des énormes cellules épithéliales qui en tapissent la face interne.

Ce sont ces noyaux que LEREBOULLET appelle des glandes tant dans l'intestin moyen proprement dit, que dans la portion située en arrière du sphincter, *s*, portion qu'il nomme rectum. Voilà l'origine de l'opinion classique, mais erronée, qui donne aux cloportes des glandes rectales.

A l'extrémité postérieure de ce segment, on remarque un étranglement, *s*, plus ou moins caractérisé et de longueur assez variable. On y distingue aisément une couche musculaire circulaire extrêmement puissante, formée de fibres nombreuses, serrées et très grosses. C'est un véritable sphincter qui sépare le second segment du troisième. On remarque parfois dans son axe une mince colonne de masse alimentaire ou fécale comprimée.

Le segment suivant *CD* est une poche légèrement incurvée en *S*. Dans l'*Oniscus vivant* cette poche se dirige obliquement vers le bas.

Enfin le dernier segment est le rectum ou *intestin postérieur*. Il est comprimé latéralement et s'ouvre à la surface ventrale non par un orifice circulaire, mais par une fente bordée de deux valves cuticulaires.

De nombreuses fibres musculaires, ou du moins leurs tronçons, demeurent toujours adhérents à la paroi de l'intestin postérieur, comme à celle de l'antérieur. Ce sont des fibres musculaires extrinsèques ; nous les étudierons dans nos coupes.

Si l'on ajoute à cela que l'on aperçoit de chaque côté deux longues glandes tubulaires, jaunes, remplies de sphérules graisseuses, presque aussi longues que l'intestin et se glissant sous lui en avant, on possédera toutes les données que l'on peut retirer de l'examen du tube digestif vu par sa face dorsale.

Il convient alors de sectionner transversalement l'intestin moyen et de fendre longitudinalement tout le tube sur sa ligne médiane dorsale jusqu'à l'œsophage. On y arrive assez bien en introduisant dans la cavité un scalpel très effilé. On dispose la lame le tranchant vers le haut et en contact avec la paroi que l'on veut couper, et on opère l'incision en appuyant sur ce tranchant une tige de bois très fine. Il faut avoir soin d'opérer au sein d'une grosse goutte d'eau.

L'ouverture de la poche malaxatrice est une opération délicate ; on y arrive néanmoins avec un peu d'exercice. En rejetant à droite et à gauche les lambeaux qui bordent l'incision, on étale complétement la face interne de l'organe.

Mais il ne suffit pas de mettre au jour les productions que contient la poche malaxatrice ; il faut alors les comprendre, se figurer la forme et la disposition de chacune d'elles. Ce n'est pas chose facile. Aussi nous bornerons-nous pour le moment à prier le lecteur, en attendant l'explication des coupes, de jeter un regard sur la FIG. 2, qui représente une poche malaxatrice ouverte. Nous allons donner une courte explication de ce dessin.

Les parties indiquées S_2 et S_3 constituent un appareil médian s'élevant du fond de la poche.

S_3 est une saillie médiane, impaire, conoïde, terminée en avant par un bout très aigu qui se fond dans la paroi inférieure du sac. En arrière, elle se

termine aussi par une pointe très saillante, détachée et dirigée obliquement vers le haut comme une languette.

S_2 est une saillie lamellaire qui se répète des deux côtés de la saillie impaire. En avant et en dehors elle se trouve en contact avec la saillie S_1.

Celle-ci est latérale et légèrement supérieure, au moins dans sa partie antérieure.

Il existe donc sur le fond de la poche malaxatrice deux paires de profonds sillons.

Les deux postérieurs appartiennent à l'appareil médian. Ils sont limités en dedans par la face externe de la saillie impaire S_3, et en dehors par la face interne de la saillie lamellaire S_2. Les deux autres, situés au-devant et en dehors des sillons postérieurs, sont limités en dedans par la face antéro-externe de la saillie lamellaire S_2, et en dehors par la face interne de la saillie massive S_1 qui est antérieure et latérale.

Disons dès ce moment que le sillon A, compris entre S_3 et S_2, est limité, sur une partie de sa surface, par des plaques chitineuses épaisses et striées. Le sillon B, qui est d'une forme plus compliquée, est également limité par des plaques cuticulaires épaisses, portant à leur surface des côtes saillantes.

La voûte de la poche ne présente aucun détail à signaler pour le moment.

Nous ferons l'étude détaillée de toutes les pièces en expliquant les coupes.

En attendant, jetons encore un regard sur la FIG. 3. Cette figure représente la partie antérieure du tube digestif vu par sa face ventrale. La surface triangulaire S_3 correspond à la saillie médiane impaire. Elle se termine en avant par une tige chitineuse aiguë, sur laquelle s'insèrent quatre fibres musculaires en croix de St-André. Ces fibres par leur extrémité externe vont s'attacher, les antérieures à la cuticule dermique, les postérieures à des pièces fixes placées à l'intérieur du corps.

En *gl* se voient les glandes tubulaires dont nous avons déjà parlé, ou les glandes *hépatiques* des auteurs; nous les désignerons avec PLATEAU sous le nom de *glandes digestives*, ce terme étant plus en harmonie avec leur fonction physiologique.

Ces glandes, situées de chaque côté, se réunissent en un seul tube, *cgl*, qui prend une direction transversale et se jette dans la portion postérieure de la poche malaxatrice.

En arrière de l'embouchure de ces canaux glandulaires, on aperçoit un léger bourrelet transversal, *ap* ; c'est le fond saillant de l'arrière-poche des canaux.

Il est inutile que nous nous arrêtions plus longtemps sur les résultats nécessairement incomplets et peu précis que peut fournir cette méthode longue et laborieuse.

Nous nous expliquerons plus loin au sujet de la manière dont nous divisons le tube digestif, ainsi que sur les limites que nous attribuons à chacune de ces régions.

B. *Étude des coupes microtomiques.*

MÉTHODE.

Nous avons pris le parti de couper l'animal tout entier, et dans tous les sens. Les sections en série ainsi obtenues montrent l'intestin dans ses rapports naturels avec les autres organes, et assez bien conservé dans sa forme. Au contraire, si l'on extirpe d'abord les organes pour les enrober isolément, outre qu'on risque toujours de les altérer, on n'acquiert aucune donnée certaine sur leur position. De plus, pour ce qui concerne l'intestin antérieur et postérieur, il est certain que les fibres musculaires qui rattachent ces parties à la paroi du corps concourent puissamment à atténuer les déformations et les déplacements que tend à y produire l'action des réactifs fixateurs et surtout de l'alcool.

Mais cette méthode n'est pas exempte de difficultés. D'abord la cuticule dermique calcifiée se coupe difficilement et s'effrite sous le rasoir. D'autre part, si on la décalcifie sans précaution, les bulles d'anhydride carbonique qui se dégagent brisent les tissus ou les refoulent en les altérant profondément.

Fixation.

Nous avons employé pour la fixation de nos objets les divers réactifs recommandés par nos devanciers.

A l'exemple de Claus, nous avons le plus souvent commencé la fixation par un séjour de quelques minutes dans la solution saturée de bichlorure de mercure. Ce liquide, malgré sa neutralité, tout en fixant très bien les tissus sous-jacents décalcifie légèrement, incomplètement peut-être, mais suffisamment pour donner à la cuticule une consistance suffisante.

La solution picro-sulfurique a été employé avec succès pour plusieurs espèces marines.

L'alcool faible à 50 ou à 60 degrés nous a donné souvent de bons résultats au point de vue de l'étude anatomique.

La pénétration des réactifs est très difficile si l'animal est intact. Son enveloppe cuticulaire le défend de toute part, et il se garde bien d'ouvrir ses cavités naturelles pour y laisser entrer les liquides irritants. Nous avons vu des cloportes et des aselles se débattre pendant plusieurs minutes dans la solution saturée de bichlorure.

C'est pourquoi nous coupons transversalement l'*Oniscus* en deux morceaux d'un coup de ciseaux, au moment de le laisser tomber dans le fixateur. Pour quelques petites espèces parasites à corps mou, comme le *Gyge*, nous attendons plutôt sa mort dans le liquide fixateur avant de le sectionner.

Nous avons essayé aussi d'injecter le bichlorure dans la cavité périviscérale en enfonçant la pointe d'une pipette de verre entre deux segments du corps. L'animal est foudroyé par ce système, et l'on obtient de bons résultats.

Pour favoriser la pénétration des liquides et l'enrobage, on serait tenté d'enlever par quelques coups de ciseaux les parties latérales aiguës des métamères, mais en pratique l'effet produit est désastreux.

Il faut donc se contenter d'une division transversale de l'animal. On peut donner le coup de ciseaux plus ou moins près de la tête. Si on veut favoriser la fixation de la tête, il est utile de pratiquer la section derrière le premier somite thoracique, mais pas au-delà, de peur de blesser la poche malaxatrice.

L'*enrobage* à la paraffine ordinaire réussit assez mal. Le collodion ou la photoxyline, d'autre part, ne fournissent que des coupes assez épaisses et ne sont pas favorables à la confection des séries ininterrompues. Heureusement la combinaison de ces deux méthodes, indiquée en 1887 par KULTSCHITZKY de Charkoff (1), puis par FABRE-DOMERGUE dans son Traité de technique (2), donne d'excellents résultats. Toutefois le procédé de GILSON, outre sa rapidité incomparable, est encore plus favorable (3). Il consiste, comme on sait, à faire bouillir les pièces dans une solution peu concentrée de collodion ou de celloïdine jusqu'à réduction à 1/3 du volume,

(1) KULTSCHITSKY : Zeitschrift für Mikroskopie, B. IV, 1887, p. 48.

(2) FABRE-DOMERGUE : *Premiers principes du microscope*; Paris, Anselm, 1889.

(3) G GILSON : *La soie et les appareils séricigènes*; La Cellule, t. VI, 1er fasc., 1890.

à durcir dans une petite quantité de chloroforme à laquelle on ajoute ensuite de la paraffine, et qu'on chauffe prudemment jusqu'à évaporation complète du chloroforme.

Nous avons consacré à chacune de ces opérations le temps suivant :

Mélange d'alcool et d'éther	15 minutes.
Collodion dilué, ébullition	30 "
Chloroforme additionné de paraffine et chauffé .	15 "
Paraffine débarrassée de chloroforme	15 "

Nous nous sommes assuré que la pénétration d'un *Oniscus* par le collodion est aussi avancée après une ébullition de 30 minutes qu'après une immersion de 24 heures dans la solution froide.

Coloration.

Nous avons longtemps essayé la coloration en bloc de nos pièces, espérant gagner ainsi un temps précieux après la confection des coupes. Nous avons essayé les meilleurs carmins : carmin aluné ou picro-aluné de GILSON, carmin alcoolique, d'après différentes formules. Nous avons réussi très bien dans certains cas avec ces divers colorants. Mais le plus souvent la pénétration était insuffisante dans la profondeur de la pièce, alors que les surfaces de section étaient déjà trop colorées. Aussi, avons-nous fini par abandonner la coloration en bloc pour adopter la coloration des coupes faites et fixées au porte-objets par la méthode de SCHÆLLIBAUM. Ce procédé donne de plus beaux résultats que les meilleurs colorations en bloc.

Nous avons appliqué de cette façon les colorants les plus divers. Parmi les colorants connus ordinaires, c'est aux carmins alunés et au carmin alcoolique de PAUL MAYER que nous donnons la préférence. Nous nous sommes très bien trouvé de laver les coupes colorées au carmin avec une solution faible d'acide picrique. On enlève ainsi plus complétement la coloration que le carmin avait communiquée au protoplasme; de plus la teinte jaune que prend celui-ci est favorable à l'observation des fins détails.

Toutefois l'acide picrique, dans cette double coloration, se laisse avantageusement remplacer par le bleu carmin dont nous avons signalé les avantages dans notre mémoire sur les glandes des édriophthalmes (1).

Après coloration, nous montons la préparation soit dans le baume de Canada, soit dans la solution glycérinée.

(1) MANILLE IDE : *Les glandes cutanées chez les édriophthalmes*; La Cellule, t. VII, p. 345, 1891.

INTESTIN ANTÉRIEUR.

Œsophage.

L'œsophage est un tube rectiligne montant obliquement en arrière vers la poche malaxatrice.

Les FIG. 4 et 5 en sont des sections longitudinales, montrant nettement le coude qu'il fait avec la direction de toute la partie suivante du système.

La lumière de l'œsophage n'est pas régulièrement cylindrique, elle présente des plis saillants, comme on peut le voir dans la FIG. 7 qui représente une coupe transversale.

La forme et la dimension de ces plis sont assez variables, suivant le degré de contraction dans lequel la tunique musculaire a été saisie par le réactif fixateur. On en trouve toujours cinq : deux inférieurs, *pi*; deux latéraux, *pl*, et un supérieur impair, *ps*. LEREBOULLET et HUET n'en ont vu que quatre, mais ils n'ont point fait de coupes. Un des replis latéraux est visible en *pl*, dans la FIG. 5 qui est latérale; on voit qu'il ne s'étend pas sur toute la longueur du canal et qu'il se rattache à sa face supérieure. Une série de fibres musculaires s'insèrent sur toute la longueur de l'œsophage, FIG. 7 et 8 (1). Les plus fortes d'entre elles, FIG. 8, s'unissent à sa paroi au niveau des plis latéraux; aussi ces derniers sont-ils beaucoup plus saillants quand les fibres sont à l'état de repos qu'ils ne le sont dans notre figure; dans celle-ci, en effet, les muscles sont représentés dans un état de contraction assez prononcé.

D'autres fibres s'insèrent un peu plus bas que les plis. La direction de tous ces éléments contractiles n'est pas perpendiculaire à l'axe de l'œsophage; nous reviendrons plus loin sur ce détail.

Les lèvres postérieures de l'œsophage font une légère saillie dans la poche malaxatrice, et portent en bas sur leur face libre quelques poils très grêles, FIG. 8. Ces derniers sont plus développés dans d'autres espèces.

Poche malaxatrice.

Nous avons déjà dit que l'étude de cette partie est extrêmement difficile (SCHÖBL, DOHRN, MILNE-EDWARDS, CLAUS). Mais s'il est malaisé à celui qui en fait l'objet d'une étude spéciale de comprendre la forme, la

(1) Les FIG. 8 et 9 appartiennent à un jeune individu d'une espèce que nous n'avons pas déterminée : *Oniscus* ou *Porcellio?*...

position et les rapports des appareils qu'elle contient, il l'est bien davantage encore d'en donner une idée claire au lecteur sans mettre à sa disposition un grand nombre de pièces disséquées, fraîches ou fixées, et surtout sans lui imposer le travail ardu de l'examen minutieux de ces objets.

Nous tenterons de le faire, en priant tout d'abord le lecteur d'examiner successivement dans nos figures la section de chacune des pièces qui font saillie dans cette cavité.

Il a été dit à propos de la FIG. 2 qu'il existe dans la poche malaxatrice cinq reliefs principaux, visibles sur des pièces disséquées et ouvertes par le dos, et nous leur avons donné les notations S_1, S_2, S_3.

Nous étudierons chacune des pièces isolément dans des coupes faites au niveau des lignes transversales de la FIG. 4.

Suivons d'abord les pièces latérales, S_1 sur les diverses figures où se montre leur section. La FIG. 8, qui est une coupe longitudinale oblique de haut en bas par rapport à l'axe du corps, mais parallèle à l'axe de l'œsophage, montre en S_1 la section de la portion antérieure de ces parois.

A cet endroit, elles sont très saillantes dans la cavité, et convexes par leur face interne. On remarque à leur niveau, sur la face externe du sac, un enfoncement dont la forme doit varier, comme celle de la face convexe, suivant le degré de contraction des muscles, *m*, qui s'y insèrent directement, et des nombreuses fibres qui s'attachent aux parties voisines.

Comme on le voit, cette pièce est armée de pointes sur son bord interne; elle en porte également sur sa face supérieure, qui est enlevée par le rasoir et n'est pas visible dans cette figure. Quant à sa face inférieure, elle est convexe et porte des côtes chitineuses saillantes; elle est assez semblable à la face supérieure des pièces S_2, visibles dans la FIG. 9.

On peut se faire une idée plus exacte de la forme des pièces S_1, en les suivant dans les FIG. 11 et 12, qui représentent des coupes transversales se succédant d'avant en arrière.

Dans la FIG. 11 ces deux pièces sont coupées perpendiculairement à leur longueur, et présentent la forme de bourgeons solides, rattachés aux parois du sac.

Cette coupe est tout à fait antérieure. Notons qu'elle appartient, comme les suivantes, à l'*Oniscus asellus* qui possède des crochets bien plus petits que l'espèce indéterminée qui a fourni les FIG. 8 et 9.

Elles sont recouvertes par leur cuticule, détachée, il est vrai, du massif cellulaire qui les constitue. Sans aucun doute, pendant la vie, ces cellules

occupent toute la cavité de ces sacs cuticulaires décollés; l'espace vide qui les entoure est dû à la rétraction qu'elles ont subie sous l'action du réactif.

Il est absolument impossible d'éviter cette contraction; aussi nous sommes-nous bien gardé de remettre les cellules en place dans nos dessins, de peur de donner au lecteur une idée moins exacte encore de la forme réelle des organes.

En effet, nous manquons de base certaine pour opérer ces restaurations. Car ni la forme du tissu rétracté, ni celle de l'enveloppe décollée ne reproduisent exactement celle de l'organe vivant.

Toutefois, nous croyons que la cuticule reflète plus fidèlement l'état de ces organes à frais, les réactifs l'ayant moins rétractée.

Remarquons que la face inférieure de ces pièces est tapissée d'une cuticule remarquablement épaisse et striée; nous aurons l'occasion d'y revenir.

La FIG. **12** représente partiellement une coupe semblable à la FIG. **11**, mais prise plus en arrière.

La saillie S_1 s'y présente encore comme un bourgeon latéral, mais sa forme est bien changée.

Sa section montre qu'elle est formée à ce niveau de deux crêtes longitudinales.

La crête supérieure est tapissée d'une cuticule mince, et son bord libre porte une rangée de dents de plus en plus petites en arrière.

L'inférieure, au contraire, porte encore sur sa face inférieure la même plaque épaisse et striée, Pb', que l'on remarque déjà tout en avant, à l'endroit où les deux crêtes et la gouttière qu'elles limitent n'existent pas encore.

En suivant les coupes postérieures à la FIG. **12**, nous avons pu constater que la crête supérieure s'efface bientôt complétement. L'inférieure subit le même sort un peu plus tard, ainsi que le démontre la FIG. **13**, dans laquelle toute trace de la pièce S_1 a disparu.

De ces remarques il faut conclure que les pièces latérales et antérieures S_1 ont la forme de bourrelets portés par les faces latérales de la poche, renflés et très saillants en avant.

Vers l'arrière ils vont en s'atténuant et finissent par disparaître. Leur extrémité antérieure renflée et saillante fait face à l'orifice de l'œsophage; leur bord interne présente une gouttière limitée par deux crêtes (1).

(1) Ces deux crêtes sont peu remarquables ici, mais la crête supérieure devient très importante dans la plupart des autres espèces.

Vers l'arrière on voit la crète supérieure s'atténuer et disparaître. L'inférieure, au contraire, comme la face inférieure de la tète terminale, est revêtue d'une plaque chitineuse épaisse et munie de côtes.

Soumettons au même examen les pièces latérales moyennes, indiquées S_2.

La FIG. **11** nous montre la section transverse des pièces S_2 qui nous occupent, prise très en avant, au niveau indiqué 11 dans la FIG. **4**. Ces lames S_2 constituent tout simplement le plancher de la poche; elles sont parfois plus saillantes, plus convexes, mais sans jamais prendre en ce point la forme de saillies bien détachées.

Dans la FIG. **2** elles se relèvent notablement, en même temps que la pièce impaire S_3 surgit.

Un sillon profond sépare cette dernière de chacune des lames S_2 et la cuticule qui en tapisse les parois s'épaissit déjà, sans atteindre pourtant la grosseur des vraies plaques broyeuses. La hauteur et la direction verticale de ces lames s'accentuent encore dans la coupe suivante, FIG. **13**, qui est prise à une assez grande distance de la précédente.

Mais, en outre, la cuticule qui tapisse la face externe du sillon, c'est-à-dire la face interne de la pièce S_2, présente maintenant un puissant épaississement, Pb^2p.

Au niveau de la FIG. **14**, les pièces latérales moyennes S_2 présentent à peu près leur maximum de hauteur. Elles sont dépourvues de plaques broyeuses et simplement recouvertes d'une cuticule mince.

L'espace qui les sépare de la pièce médiane S_3 s'est élargi considérablement.

Enfin la FIG. **15**, prise plus en arrière encore, démontre qu'elles se terminent par une extrémité libre, en forme de lobes détachés du plancher et assez rapprochés l'un de l'autre.

En résumé, les pièces latérales moyennes S_2 ont la forme de lames se détachant lentement de la partie antérieure du plancher de la poche, se relevant ensuite vers l'arrière en devenant très saillantes, de manière à recouvrir partiellement les faces de la saillie impaire S_3. Elles se terminent en arrière par une extrémité libre.

Leur face *supérieure ou externe* porte en avant sur la partie qui fait face à la pièce S_1 une forte plaque cuticulaire.

Leur face *interne* porte de même un puissant épaississement cuticulaire dans la partie où cette face regarde à peu près verticalement la saillie impaire S_3.

La pièce impaire S_3 est vue en coupe sur toute sa longueur dans la FIG. **4**.

Nous pensons que sa forme y est notablement altérée par l'action contractante des réactifs, car la partie antérieure paraît être, sur le frais, moins arrondie et moins soulevée. Cette FIG. **4** indique bien que l'extrémité antérieure de cette saillie s'abaisse jusqu'au niveau du plancher du sac et se trouve recouverte tout en avant par les lames latérales moyennes S_2 réunies. La FIG. **11** la représente ainsi sous forme d'un cul-de-sac coupé transversalement, et situé en dessous de la poche. L'existence de ce cul-de-sac est plus claire et plus facile à comprendre chez l'anilocre, FIG. **85**, S_3.

Dans la FIG. **12** elle se trouve sectionnée transversalement; on y remarque la cuticule épaisse qui la revêt dans cette portion moyenne.

Remarquons qu'elle est ici cachée au fond d'une gouttière profonde, bordée par les lames S_2.

La FIG. **13**, prise plus en arrière encore, montre des particularités nouvelles dans la lame cuticulaire. La forme de la pièce, à en juger par l'aspect de cette portion chitineuse, s'est modifiée; ce n'est plus une lame aiguë, c'est une saillie assez épaisse, à bord assez large et plus ou moins obtus. De plus, sur les faces latérales, la section d'une cavité semi-circulaire se montre à droite et à gauche vis-à-vis de l'épaississement strié de la pièce S_2.

Cette cavité se voit longitudinalement dans les FIG. **2** et **16**.

Nous en reparlerons dans la partie histologique de cette étude.

Enfin les FIG. **14** et **15** montrent en S_3 la section transversale de l'extrémité libre qui se détache vers l'arrière en forme d'éperon, comme on l'a déjà remarqué dans la FIG. **2** et **4**. On voit donc que la pièce médiane S_3 est une saillie pointue à ses deux extrémités.

Sa pointe antérieure, recouverte par un pli formé par l'union des deux lames S_2, se perd dans le plancher de la poche. La partie moyenne s'élève du fond d'une gouttière profonde, saillante à l'intérieur et bordée par les lames S_2. Enfin, la pointe postérieure est libre en forme d'éperon. Sur les faces latérales, qui regardent obliquement en avant, la cuticule épaisse et solide présente une cavité allongée, à section transversale semi-circulaire.

Mais outre les cinq pièces, S_1, S_2, S_3, la cavité malaxatrice présente encore d'autres saillies importantes, que nous appellerons la *lame recouvrante* et les *lamelles annulaires*.

Aucun auteur, à notre connaissance, n'a signalé l'existence de ces pièces, à part LEREBOULLET qui paraît avoir entrevu la lame recouvrante, mais sans en saisir la valeur ni les rapports exacts. Il en fait, et bien à tort, comme

nous le verrons, une pièce supérieure du système masticateur, une sorte de dent impaire semblable à la dent médiane des décapodes (MILNE-EDWARDS).

Les lamelles annulaires sont peu développées chez l'*Oniscus*, mais elles n'auraient pas manqué de fixer l'attention des anatomistes, si leurs méthodes de recherches avaient été moins défectueuses; les coupes seules peuvent en déceler la situation et les rapports.

L'étude comparée que nous en avons entreprise dans plusieurs espèces nous a démontré qu'elles ont une valeur morphologique plus importante que ne pouvaient le faire penser les proportions auxquelles on les trouve réduites chez certaines d'entre elles. Elles atteignent parfois dans les espèces aquatiques des dimensions considérables et prennent une forme qui permet de leur attribuer une fonction spéciale et importante.

Lame recouvrante.

C'est peut-être chez l'*Oniscus* qu'elle atteint son plus grand développement.

Elle s'observe très bien sur les coupes transversales et sur les coupes longitudinales.

Les trois coupes longitudinales reproduites dans les FIG. 4, 5 et 6 la montrent en *lr*.

C'est, comme on voit, une lame mince, étendue horizontalement dans la partie supérieure de la poche malaxatrice.

Elle recouvre, environ sur la moitié antérieure de leur longueur, les pièces latérales moyennes S_2 et la pièce impaire S_3. C'est ce fait qui nous engage à lui donner le nom de lame recouvrante.

Les FIG. 13 et 15 indiquent qu'elle sépare la partie la plus élevée de ces trois pièces d'avec l'extrémité antérieure du curieux appareil longitudinal que porte la face supérieure de l'intestin moyen.

Sur les trois FIG. 4, 5 et 6, on voit que cette lame est attachée à la paroi supérieure de la poche malaxatrice, en arrière, non loin de l'endroit où cette poche se soude à la partie la plus avancée de la paroi supérieure de l'intestin moyen. Les coupes transversales nous instruisent de la façon la plus nette sur les rapports qu'affecte cette lame avec les parois latérales du sac.

Elle en est toujours bien séparée et ne s'y soude jamais, FIG. 13 et 15. L'examen de nos préparations nous indique que ses bords latéraux libres doivent être légèrement convexes.

Il existe donc dans la poche malaxatrice une lame quadrangulaire, horizontale, attachée à la voûte de cette poche par son bord antérieur et, fait qu'il importe de noter, séparant les pièces mobiles S_2 et S_3 du plancher d'avec la terminaison antérieure de l'appareil longitudinal de l'intestin moyen.

Lamelles annulaires.

Nous savons qu'il est difficile de se représenter exactement la situation et la forme de cette production. Il nous faudrait en l'expliquant disposer d'un moule, pour que l'œil du lecteur puisse saisir à la fois la forme des lamelles dans les trois dimensions.

Il existe dans les *Gammarus*, l'*Idotea* et la *Vibila* une lamelle analogue unique, longue et très facile à étudier. Chez l'*Oniscus* il y en a deux, peut-être trois, car nous y avons trouvé souvent un pli supplémentaire, mais elle sont très courtes; chez le *Gammarus* il n'y en a qu'une, qui est beaucoup plus longue.

Contentons-nous d'une description sommaire, en engageant le lecteur à lire dès maintenant la description de la pièce homologue du *Gammarus*.

La lamelle annulaire constitue un anneau inséré par son bord antérieur à la ligne qui sépare la poche malaxatrice de l'intestin moyen. La séparation entre ces deux parties se fait suivant un plan fortement oblique, indiqué AB dans la FIG. 4. Les pièces présentent la même obliquité. C'est pourquoi, dans toutes les coupes, on les voit surgir entre l'épithélium à petites cellules de la poche et les grandes cellules de l'intestin, FIG. 13 et 15. Jamais ces anneaux ne sont complets; il existe toujours sur la ligne médiane ventrale une fente longitudinale plus ou moins large. La lamelle annulaire n'est constituée histologiquement que par un repli de l'épithélium; on ne trouve donc dans toute son épaisseur que deux couches de cellules épithéliales semblables à celles de la poche malaxatrice.

Nous avons dit que dans l'*Oniscus* il y a trois de ces lamelles annulaires très courtes et qui se recouvrent. Les externes ont une large fente ventrale. Seule la lamelle interne atteint presque la ligne médiane et n'y laisse qu'une fente très faible dont la forme est visible dans la FIG. 18. Ces lamelles sont très courtes comme l'indiquent les FIG. 4, 5 et 6. Ainsi, les lamelles annulaires constituent des anneaux incomplets dépendants du bord postérieur de la poche malaxatrice et flottant librement dans la partie antérieure de l'intestin moyen.

Appareil moteur.

Cet appareil servant au fonctionnement de toutes les parties internes de l'intestin antérieur constitue un système compliqué. Nous n'avons pas l'intention de le décrire en détail; il nous suffira d'en tracer les grandes lignes.

CHARPENTE CHITINEUSE.

Une foule de muscles fixés d'une part à la cuticule dermique vont s'implanter d'autre part aux pièces cuticulaires de la paroi intestinale. Mais il existe, en outre, chez le cloporte, tout un système de colonnes chitineuses qui traversent la partie antérieure de la tête et qui servent de point fixe à une série d'autres muscles malaxateurs. L'une des plus fortes a la forme d'une barre horizontale placée transversalement sous la partie antérieure de la poche malaxatrice, FIG. 11. C'est elle que nous retrouverons encore représentée dans les espèces les plus variées. Elle est immobilisée en cette position par de puissantes travées qui relient ses extrémités sans intermédiaire, latéralement, en avant et en arrière à la cuticule dermique. D'autres dépendances plus faibles partent en différents sens de ces colonnes principales.

LEREBOULLET en a fait une étude assez détaillée sur les oniscides. Malheureusement, ici encore, la simple dissection ne pouvait lui fournir que des données insuffisantes et partiellement erronées. C'est à tort, en effet, qu'il décrit certaines de ces pièces comme étant en continuité directe avec les parties dures qui recouvrent l'épithélium malaxateur. Nous avons toujours trouvé les colonnes chitineuses situées à l'*extérieur* de l'épithélium intestinal, tandis que les épines et plaques broyeuses sont toujours portées par la surface *interne* du même épithélium. Il n'existe jamais de continuité entre ces deux espèces de parties dures.

Les premières sont fixes et immobiles, les secondes sont mobiles et intra-intestinales. *Les muscles seuls établissent un lien mobile entre ces deux systèmes.*

Nous pourrions dès ce moment étudier la nature et l'origine intéressante de cette charpente extérieure. Mais l'examen d'autres espèces d'édriophthalmes moins compliquées nous en simplifiera l'exposé; nous en ferons l'étude dans la partie histologique.

MUSCLES.

La poche malaxatrice est munie comme l'œsophage de deux espèces de muscles. Ce sont d'abord les fibres musculaires propres à la paroi in-inale, qui s'attachent par leurs deux extrémités à cette paroi même,

sans chercher un point d'appui sur des parties étrangères à l'intestin lui-même. Telles sont, par exemple, dans la FIG. 13, les fibres qui constituent la forte couche arquée transversale qui enveloppe le plancher postérieur de la poche malaxatrice. D'autres fibres analogues, mais moins nombreuses, se retrouvent sur toute la surface de la poche. Nous n'insistons pas sur leur description.

Pourtant nous devons faire remarquer que *c'est à tort* que ROSENSTADT admet l'existence d'un anneau musculaire qui étranglerait le tube digestif à l'union de l'intestin moyen avec l'intestin antérieur.

La seconde espèce de muscles est constituée par les nombreuses fibres musculaires extrinsèques, c'est-à-dire qui relient les pièces de la poche malaxatrice soit à la cuticule dermique, soit à la charpente chitineuse dont nous avons parlé.

Ces fibres, comme leurs homologues de l'œsophage, s'attachent toujours aux parois cuticulaires elles-mêmes. Elles passent, d'une part, entre les cellules de l'épithélium pour s'implanter à la cuticule de la poche, FIG. 11, et, d'autre part, elles s'insinuent entre les cellules épidermiques pour s'attacher directement à la cuticule externe.

Chacune des pièces cuticulaires de la poche malaxatrice possède un système musculaire compliqué qui lui permet les mouvements les plus variés.

La pièce S_1 présente trois faisceaux au moins, formant des angles plus ou moins ouverts entre eux. Des deux principaux, le premier monte vers la cuticule dorsale de l'animal, en se rapprochant en même temps de la ligne médiane, FIG. 11. Le second descend vers la barre chitineuse transversale qui passe sous le plancher de la poche à ce niveau même. Le troisième s'insère sous le plancher de la poche ; il est plus faible que les deux premiers.

La partie antérieure de S_2, qui correspond à la plaque Pb^2a, est aussi reliée puissamment à la charpente chitineuse par des muscles courts, mais très épais, FIG. 11.

Mais le plus curieux des appareils musculaires est celui qui met en mouvement la pièce impaire S_3. Cette pièce est mue, au moins principalement, par les quatre fibres en croix de St-André, que nous avons déjà signalées, FIG. 3. Rappelons qu'elles s'insèrent, les antérieures à la cuticule externe, les postérieures à une branche postéro-latérale de la charpente chitineuse. Elles convergent toutes les quatre vers la pointe antérieure, plus ou moins recourbée en bas, de la cuticule qui revêt la saillie S_3.

En résumé, des muscles puissants font mouvoir chacun des épaississements cuticulaires S_1 S_2 ou S_3 de l'intérieur de la poche malaxatrice. La même chose ne se retrouve pour aucune des lamelles annulaires ou recouvrantes.

INTESTIN MOYEN.

Nous avons indiqué sa division. Il comprend trois parties ou régions : l'antérieure, la moyenne et la postérieure. De plus, on distingue entre les deux dernières une région intermédiaire, courte, munie d'un sphincter puissant.

Il semblerait que cette partie puisse s'étudier suffisamment, du moins au point de vue anatomique, sans l'aide des coupes. En effet, quand il est gonflé d'aliments, il se montre régulièrement cylindrique et ne présente d'autre détail de structure que la bande longitudinale décrite et très nettement figurée par LEREBOULLET.

Mais, en réalité, il est impossible de se faire une idée exacte et précise de ce singulier appareil dorsal sans l'étudier en sections transversales. De plus, ainsi que nous l'avons dit, des coupes seules peuvent nous renseigner sur les rapports exacts de l'intestin moyen avec la partie malaxatrice.

Enfin il est de toute impossibilité de découvrir par la simple dissection les particularités que les sections nous révèlent à l'embouchure du système des glandes annexes dans le tube alimentaire, particularités qui conduisent, ainsi que nous le verrons, à des remarques ne manquant pas d'importance au point de vue physiologique.

Du reste, les coupes nous révèlent encore d'autres détails anatomiques.

Mode d'union de l'intestin moyen et de l'intestin antérieur.

Nous avons déjà fait remarquer que ces deux parties ne s'unissent pas sur une section régulièrement transversale, mais que la paroi dorsale dépasse le bord antérieur de la paroi inférieure. Elle constitue la plus grande partie du plafond de la poche malaxatrice.

La FIG. 4 établit très clairement ces rapports étudiés en coupe longitudinale. En effet, il n'est pas douteux qu'il ne faille ici regarder comme appartenant à l'intestin moyen toutes les parties recouvertes de cet épithélium à grandes cellules, qui sont si caractéristiques.

Cela étant admis, le lecteur reconnaitra facilement celles de nos coupes transversales qui intéressent à la fois la paroi supérieure de l'intestin moyen et le plancher de la poche malaxatrice. Telles sont celles qui sont représentées dans les FIG. 13 et 15.

L'absence de l'épithélium intestinal moyen dans les FIG. **11** et **12** prouve que la partie supérieure de cette figure est la section d'une portion située en avant du point d'insertion de la lame recouvrante. C'est ce qui explique l'absence de toute trace de lame recouvrante et de lamelles annulaires dans cette section.

L'union de l'intestin moyen avec l'intestin antérieur se fait donc suivant une ligne oblique de haut en bas et d'avant en arrière. La voûte de la poche malaxatrice est en grande partie constituée par la portion empiétante de la paroi supérieure de l'intestin moyen.

Bande dorsale.

Cet appareil étant très facile à voir est généralement connu de tous ceux qui ont ouvert un intestin de cloporte. Cependant nous n'en trouvons nulle part une description détaillée. LEREBOULLET ne l'étudie qu'en l'examinant par la face interne de l'intestin ouvert. Sa figure est trop petite pour en donner une idée exacte.

Étudions sa forme sur des coupes transversales. Partout elle est taillée en queue d'aronde et bordée de deux rainures longitudinales, FIG. **21**, **22**, **23**, **24** et **25**.

Mais sa forme et sa dimension, ainsi que celles des rainures, varient suivant le niveau de la section.

En avant, FIG. **21**, elle est portée par un pédicule assez élevé et présente une largeur médiocre. Les rainures sont profondes, larges, de forme arrondie, et saillantes à la surface externe.

Du côté interne, elles sont souvent béantes; d'autres fois leur lèvre externe est appliquée contre le bord externe de la queue d'aronde, mais, dans ce cas même, leur lumière reste ouverte en forme de tube.

Plus loin, tout en conservant à peu près la même largeur, elle s'abaisse par l'atténuation de son pédicule.

En même temps ses rapports avec les rainures changent et la forme de celles-ci se modifie, FIG. **22**.

Les ailes de la queue d'aronde se trouvent à un certain niveau complétement logées dans les rainures qui sont déjà moins saillantes. Plus loin encore, la bande dorsale s'élargit notablement en se surbaissant; ses bords, à ce niveau, sont encore contenus dans les rainures latérales, FIG. **23**. Mais bientôt ils se dégagent de ces rainures, qui ne sont plus alors que de

simples fentes comprises entre la face supérieure des parties saillantes de la bande et la paroi normale de l'intestin, FIG. 24. En cet endroit, ou un peu au-delà, la bande commence à perdre en largeur.

Enfin, à un moment donné, elle s'atténue rapidement dans toutes ses dimensions, FIG. 25, et finalement elle n'est plus représentée dans les sections que par deux petites cellules cunéiformes qui paraissent enchassées au sein de l'épithélium, FIG. 26.

Jetons maintenant un coup d'œil sur la FIG. 19. Elle représente la bande dorsale vue par sa face interne, l'intestin ayant été simplement ouvert et étalé sur un porte-objets. La lettre *e* y indique la portion élargie spatuliforme de la bande; toute la portion de celle-ci qui s'étend entre son extrémité céphalique et le point *e* constitue la région dans laquelle les bords de la queue sont engagés dans les rainures latérales. Au-delà du point *e* les rainures disparaissent et la section de l'appareil dorsal prend la forme de la FIG. 24.

Nous reviendrons sur tout ceci dans la partie histologique.

Notons encore cependant que la paroi inférieure de ce tronçon de l'intestin moyen présente, en face de la bande longitudinale supérieure, un épaississement assez fort, FIG. 23.

GLANDES ANNEXES.

Ces glandes sont très développées chez tous les édriophthalmes. Ce sont, chez l'*Oniscus*, quatre tubes variqueux, jaunâtres, disposés par paires sur les parties latérales de l'intestin moyen, FIG. 1.

Les deux glandes de chaque paire s'unissent entre elles en donnant naissance à un seul tube très court qui se dirige transversalement vers l'intestin moyen. Les deux tubes transverses s'ouvrent au point d'union de ce dernier avec la poche malaxatrice, FIG. 3. Ces organes sont donc des annexes de la face inférieure de l'intestin moyen. Cependant, à peu de distance de leur embouchure, ils s'écartent de cette face inférieure, gagnent ses faces latérales et, vers l'arrière, ils empiètent même sur sa face supérieure.

Nous venons de dire que les tubes très courts formés par l'union des deux canaux glandulaires marchent transversalement l'un vers l'autre pour s'unir sous l'intestin. On les y trouve, en effet, sous la forme d'un canal transverse saillant et visible à l'extérieur, FIG. 3, *cgl*. Mais la paroi supérieure de ce canal présente une fente en T qui fait communiquer la lumière avec celle du tube digestif.

Une coupe horizontale, un peu oblique d'arrière en avant et de haut en bas, nous a mis cette ouverture de communication sous les yeux, dans son ensemble. Nous l'avons reproduite, vue de face, dans la FIG. 18.

La branche impaire de ce T est limitée par les deux lambeaux terminaux des lamelles annulaires de la poche malaxatrice.

Les bords de ces lambeaux présentent à leur extrémité une échancrure arrondie; aussi la fente impaire s'élargit-elle à son extrémité céphalique, où il existe un petit orifice béant. Les bords de la fente longitudinale sont garnis de poils cuticulaires raides et fins.

La branche transversale est bordée en arrière par la lèvre de la paroi inférieure de l'intestin moyen et en avant par le bord transverse des lambeaux *la* de la FIG. 18.

Le canal transverse formé par l'union des canaux gît sous cet orifice en T. On le reconnaît facilement dans nos différentes coupes qui le représentent à divers niveaux et en différents sens, FIG. 4, 5, 6, 14 et 15.

Le liquide sécrété par les glandes peut monter pour sortir sans retard par l'orifice en T, ou bien descendre en arrière et s'accumuler un peu dans une petite dilatation de la paroi inférieure, que nous nommerons *arrière-poche* : *ap* dans les FIG. 3, 4, 5, 6, 14 et 15.

Ce petit récessus se distingue facilement dans les pièces disséquées, vues par la face ventrale et sur les coupes longitudinales, FIG. 3, 4, 5 et 6. Notons que les parois de cette poche portent une assez puissante musculature. Une fois sorti de l'orifice en T, le liquide peut couler soit dans l'intestin moyen, soit dans la poche malaxatrice et, surtout, dans les gouttières comprises entre les lames latérales moyennes S_2 et la pièce impaire S_3.

A voir les niveaux respectifs des parois inférieures de la poche et de l'intestin, on se sent prêt à admettre que le liquide passe plus facilement dans l'estomac que dans l'intestin.

L'obturation de cet orifice en T, au-dessus duquel les aliments passent continuellement, paraît effectuée par la branche impaire longitudinale, ou éperon saillant de la pièce S_3 et par les lobes libres qui terminent en arrière les lames latérales moyennes S_2; les piquants qui garnissent les lèvres des pièces *la* ont peut-être aussi un pareil rôle. Pour la branche transversale, l'obturation est suffisamment assurée par les lambeaux *la* eux-mêmes, qui s'étendent jusqu'au-dessus de la lèvre de l'intestin moyen.

MUSCLES.

Nous n'avons pas observé de muscles reliant la région moyenne du tube digestif aux parois du corps. Nous nous bornerons à dire ici que la région antérieure qui nous occupe possède une couche propre de fibres circulaires et longitudinales, plus puissante que toutes les autres parties du système, FIG. 20.

Nous les étudierons plus loin.

Région moyenne.

Cette partie est d'une constitution fort simple; c'est un tube à section circulaire, sans repli ou saillie quelconque. Son calibre est moins fort, FIG. 1, que celui de la portion antérieure. Il est aussi beaucoup moins riche en muscles, FIG. 20. Les aliments y ont toujours une couleur foncée et y forment une masse plus compacte.

Ainsi : un calibre moins fort, l'absence de saillies, la faiblesse de sa paroi, tels sont les caractères anatomiques qui distinguent cette région de la région antérieure.

Région postérieure.

Elle est séparée de la précédente par la courte région du sphincter dont nous parlerons ci-après. Elle ne forme plus un tube droit comme les régions antérieure et moyenne; elle décrit, au contraire, une circonvolution en *S* bien caractérisée, comme le montre la FIG. 1.

C'est donc à tort qu'on dit souvent que le tube digestif des édriophthalmes est droit, de la bouche à l'anus.

Son calibre est variable. Il présente un rétrécissement en avant, à l'endroit où il se joint au sphincter. Puis il se dilate au point de reprendre à peu près le calibre de la région moyenne; enfin, il se rétrécit assez rapidement pour s'unir au rectum.

La tunique musculaire de cette courte région est analogue à celle de la région moyenne, tout en étant moins forte et moins régulière qu'elle.

On y trouve ordinairement des matières alimentaires ou fécales accumulées.

SPHINCTER.

Cette courte région, indiquée *s* dans la FIG. 1, ne se différencie des portions qui lui sont antérieure et postérieure que par la présence d'un puissant anneau de fibres musculaires, par le calibre beaucoup plus faible que donne à sa lumière l'état habituel de contraction de ses fibres, et par les plis longitudinaux que cette même contraction y produit, FIG. 27. Nous y avons constaté assez souvent la présence d'une mince colonne de matières alimentaires. Son étude nous occupera un moment dans la partie histologique.

Mais remarquons dès maintenant que l'anneau de fibres musculaires qui constitue ce sphincter est *extérieur* à la tunique de fibres longitudinales.

La tunique circulaire normale se retrouve à sa place en dedans de la tunique longitudinale. Le sphincter constitue par conséquent une musculature nouvelle, spéciale et surajoutée dans cette région aux autres enveloppes du tube digestif.

INTESTIN POSTÉRIEUR.

Ce dernier segment du canal alimentaire a une forme légèrement ovalaire. Elle se différencie nettement de la portion postérieure de l'intestin moyen par les caractères de son épithélium et par le puissant appareil musculaire qui en relie la paroi à la cuticule dermique.

La FIG. 29 donne une très bonne idée de toutes les structures de cette partie; elle représente une coupe horizontale.

On y remarque à droite et à gauche toute une série de fibres musculaires. Ces fibres s'insèrent obliquement d'avant en arrière et de dehors en dedans sur la paroi du canal. D'autre part, elles s'attachent à la cuticule dermique du dernier somite. Ce sont donc en apparence des fibres dilatatrices; mais leur contraction tend aussi à tirer leurs points d'attache vers l'avant.

Une cuticule assez forte tapisse ici l'épithélium; elle s'épaissit aux abords de l'orifice anal et se continue directement avec la cuticule dermique.

La FIG. 28 représente une coupe transversale du corps de l'animal, entamant un peu obliquement le tube rectal.

L'orifice anal est une fente longitudinale bordée par deux portions de la cuticule dermique, qui sont un peu soulevées en forme de valves.

AUTRES ESPÈCES.

Diverses espèces d'*Oniscus*, de *Porcellio* et d'*Armadillo* nous ont montré la même constitution générale. Les diverses parties du système ne présentent de l'une à l'autre que des différences de détail fort peu importantes. Signalons comme exemple les piquants qui recouvrent le bord supérieur des pièces latérales antérieures S_1 de la poche malaxatrice.

Ils sont beaucoup plus forts dans certaines espèces que dans d'autres; ils sont faibles chez l'*Oniscus asellus*, FIG. 10; leur importance est plus grande chez l'espèce indéterminée dont une coupe est représentée dans la FIG. 8.

D'autres espèces présentent, au contraire, des différences curieuses et méritent d'être étudiées comparativement avec le type *Oniscus*.

Asellus aquaticus.

SARS a déjà donné une bonne description de cet animal. Mais pour établir plus clairement les homologies avec l'*Oniscus*, nous suivrons dans la description de cette espèce le plan adopté pour le cloporte.

La principale différence que l'œsophage présente avec celui de l'*Oniscus*, c'est la présence d'une protubérance très saillante à l'union de sa paroi inférieure avec le plancher de la poche malaxatrice, c'est-à-dire à l'endroit où, chez l'*Oniscus*, nous avons signalé la présence de quelques piquants, au seuil de la poche. Cette protubérance porte des pointes dirigées vers l'arrière.

La FIG. 49 nous montre les protubérances marginales en section transverse. Comme on peut le voir, elles sont très nettement séparées l'une de l'autre sur la ligne médiane où se trouve un sillon profond.

Ce sont probablement ces deux protubérances que ROSENSTADT nous signale dans l'*Asellus*, sans les dessiner.

La poche malaxatrice, sans posséder aucune partie spéciale qui ferait défaut chez l'*Oniscus*, est pourtant fort intéressante à cause des différences qu'y présentent les cinq pièces typiques. Nous allons les passer rapidement en revue.

Les pièces latérales supérieures S_1 sont encore plus nettement bilobées à leur extrémité antérieure. La FIG. 50 le prouve. Elle représente une section transverse, mais assez obliquement faite, de façon que la portion

droite du dessin comprend des parties situées notablement plus en avant que celles de la portion gauche.

La pièce située de ce côté n'est pas bilobée; sa partie coupée se détache sous la forme d'un bourgeon fort saillant vers l'avant et libre de tout rapport avec la paroi. Sa face inférieure porte une plaque cuticulaire, épaisse, et sa face interne est chargée de gros crochets. Il en existe surtout deux rangées verticales de très puissants, comme Sars l'a figuré.

Ces crochets correspondent aux poils que porte aussi la face antérieure de la même pièce dans les *Oniscus*.

Du côté gauche, la section est postérieure, avons-nous dit. La pièce S_1 s'y est brusquement divisée en deux lobes, dont l'un envoie vers l'arrière un bourgeon qui est du reste en continuité directe avec la partie antérieure de la pièce qui porte les gros crochets. Les petits crochets que porte le bord inférieur de ce bourgeon, désignés par S_1i, font partie de la série de ces gros crochets antérieurs. La coupe de ce lobe n'est pas rattachée à la paroi, parce que, à ce niveau, le crochet était saillant vers l'arrière. S_1s est la branche supérieure qui est devenue très saillante aussi et qui porte une rangée de piquants. Elle est encore visible sur la fig. **51**, alors que la crête inférieure ne l'est plus. Les pièces latérales S_2 sont très plates et surbaissées, fig. **50**. Elles portent en avant une forte plaque cuticulaire qui se trouve, comme Pb_2a chez l'*Oniscus*, en opposition avec celle qui couvre la face inférieure de la pièce S_1. Mais un examen attentif nous révèle un commencement de modification dans la structure même de ces plaques. Les côtes saillantes, moins nombreuses et moins longues, deviennent sensiblement plus élevées; leur bord libre qui paraît tranchant se découpe en fines-dentelures, et chaque barre prend ainsi l'aspect d'une scie en miniature.

La face interne de S_2, adjacente à la pièce médiane S_3, est munie d'une plaque striée analogue à celle que nous avons décrite pour l'*Oniscus*, fig. **51**, Pb_2p.

Dans son ensemble, les pièces S_2 paraissent relativement moins élevées que dans l'*Oniscus*. Leurs extrémités postérieures sont aussi détachées en forme de lobes, mais les piquants qu'elles portent sont notablement plus puissants que chez les cloportes.

La pièce impaire S_3 présente la même disposition générale que dans les oniscides; sa forme seule y varie un peu. Mais le trait le plus caractéristique de cette pièce chez l'*Asellus* est la présence de nombreux et

forts piquants chitineux sur sa face dorsale, FIG. 52. Son éperon terminal lui-même, c'est-à-dire la portion qui se détache du plancher, est couverte de ces piquants. Sa forme est un peu plus massive que l'éperon de l'espèce décrite plus haut.

La lame recouvrante existe aussi, mais elle est un peu moins développée et plus épaisse sur ses bords. De plus, sa face inférieure porte latéralement de petits bouquets de poils cuticulaires délicats : FIG. 52.

Les lamelles annulaires présentent à peu près les mêmes particularités que chez les oniscides.

L'intestin moyen est intéressant dans cette espèce, à cause des différences qu'il présente avec celui de l'*Oniscus asellus*. Les figures de SARS ne nous renseignent suffisamment ni sur l'épithélium, ni sur sa musculature. Il n'existe point chez l'*Asellus* deux portions séparables entre la poche malaxatrice et le sphincter. Le calibre de l'intestin, comme celui des cellules en particulier, diminue lentement.

Les coupes transversales nous révèlent d'abord les particularités de la paroi.

La FIG. 53, prise dans la partie antérieure de l'intestin moyen, démontre qu'il existe sur la ligne médiane dorsale non une élévation, comme dans l'*Oniscus*, mais une assez large dépression. C'est une gouttière longitudinale qui se rétrécit graduellement pour en arriver aux dimensions assez réduites que représente la FIG. 54, prise vers le milieu de l'intestin.

Le reste de l'épithélium est ondulé; mais les deux reliefs limitant la gouttière sont les plus accentués. On les trouve souvent beaucoup plus saillants que dans la FIG. 53.

La ligne médiane ventrale se trouve privée sur une petite largeur de tout pli saillant.

Les glandes annexes et le sphincter offrent les mêmes caractères chez l'*Asellus* que chez l'*Oniscus*.

Un peu au-delà du sphincter, on voit les cellules épithéliales se réduire, et des fibres musculaires venir relier la paroi intestinale à la cuticule dermique, FIG. 55, c'est-à-dire que les caractères particuliers de l'intestin postérieur se dessinent comme chez l'*Oniscus*.

Cette portion est droite et présente des plis longitudinaux. Des fibres musculaires nombreuses s'insèrent sur sa paroi, puis elles s'irradient en tous sens, pour s'attacher d'une part sur tout le pourtour de l'intestin et, de l'autre, aussi bien sur la face ventrale que sur la face dorsale du squelette.

Plus loin elles deviennent latérales. Le tissu compacte qui entoure l'intestin, FIG. 55 et 56, parait l'analogue du tissu de remplissage qui, chez les insectes, est souvent appelé tissu adipeux.

En résumé, l'*Asellus aquaticus* se distingue de l'*Oniscus asellus*, et sans doute des oniscides en général, par les caractères suivants de son tube digestif.

D'une façon générale, les pièces de la cavité malaxatrice se hérissent de poils ou piquants à pointes dirigées vers l'arrière; c'est là le trait le plus caractéristique.

Ainsi : 1° deux protubérances hispides, dont la place était simplement indiquée chez l'*Oniscus* par quelques poils, se développent au seuil de la poche malaxatrice; 2° les pièces latérales supérieures S_1 sont très saillantes en avant et leurs poils deviennent des crochets puissants, tandis que Pb^2a a changé ses côtes en de vraies petites scies; 3° la pièce médiane acquiert de longs et forts poils chitineux; 4° la lame recouvrante porte aussi de petites touffes de poils, là où l'*Oniscus* ne présentait que des amas de points plus saillants; 5° l'intestin moyen ne présente pas entre la poche et le sphincter deux portions aussi distinctes que chez l'*Oniscus asellus*; 6° la bande dorsale de l'intestin moyen n'existe pas, ou elle n'est représentée que par des cellules plus volumineuses avec des saillies spéciales.

Gammarus pulex.

Nous faisons l'étude de cet amphipode avant celle de quelques autres isopodes.

Nous avons adopté cet ordre pour être à même de suivre pas à pas les modifications que subissent chacune des pièces de l'*Oniscus asellus*, que nous avons choisi comme type.

Sars a étudié le *Gammarus pulex* comme l'*Asellus aquaticus*, et en a assez bien représenté les détails anatomiques. Toutefois la méthode des coupes nous permet d'en faire une étude plus complète et plus précise.

Le système digestif des *Gammarus*, et des amphipodes, en général, semble au premier abord bien différent de celui des oniscides.

Cependant, malgré les particularités importantes qui distinguent leur organisme de celui des isopodes, ils possèdent les mêmes pièces mobiles dans leur poche malaxatrice.

Cette conservation dans un groupe aussi différent prouve bien que c'est avec raison que nous considérons les cinq pièces de la poche malaxatrice de

l'*Oniscus asellus* comme des organes doués d'une importance morphologique fondamentale.

Examinons successivement dans les FIG. 65 à 76 chacune des parties que nous avons décrites chez l'*Oniscus* ou chez l'*Asellus aquaticus*.

La FIG. 67 nous montre en *pr* les deux protubérances marginales si développées chez l'*Asellus*. Elles portent ici un faisceau de poils raides. Entre elles se montre une large gouttière dont le fond présente non pas un simple soulèvement, comme chez l'*Asellus*, mais une protubérance très saillante, chargée elle aussi de poils raides. Les saillies latérales antérieures ou pariétales S_1 perdent ici les plaques chitineuses épaisses qui en garnissent les faces inférieures chez l'*Oniscus* et aussi chez l'*Asellus*. En revanche, leur face inférieure s'arme de pointes solides et crochues.

Les deux parties de ces pièces s'écartent beaucoup; les supérieures S_1s gagnent la partie la plus élevée de l'organe, où leurs saillies garnies d'une rangée de fortes pointes circonscrivent une petite chambre supérieure. Dans la FIG. 68, les poils de la partie inférieure s'allongent encore. Les parties supérieures S_1s s'écartent, mais leurs piquants aussi deviennent plus longs et constituent alors le plancher de la chambre supérieure.

La FIG. 69 montre un grand changement : les saillies inférieures S_1i ont disparu.

Les saillies supérieures S_1s s'écartent davantage, et leurs piquants deviennent encore plus longs, de façon à constituer un plancher à la cavité supérieure.

Plus loin vers l'arrière, FIG. 70 et 71, on voit les saillies S_1s persister longtemps, toujours en s'écartant de plus en plus et portant sur leurs bords des piquants de plus en plus longs.

La FIG. 72 montre une des dernières paires de piquants portés par cette pièce; les saillies S_1s disparaissent près de là.

GAMROTH a bien représenté ces saillies S_1s sur une pièce disséquée vue d'en haut. On les reconnaît aussi très facilement dans les figures que MAYER a données des caprellides et dans celles de MAX WEBER chez le *Glyptonotus*. Ce sont toujours ces dents de S_1s qui ont le plus attiré l'attention des observateurs. Les pièces S_2 n'apparaissent qu'assez loin en arrière. La FIG. 69 les montre en section transverse sous la forme des deux lames horizontales marchant l'une vers l'autre et dépassant même la ligne médiane pour s'entrecroiser plus ou moins. La FIG. 65, qui représente une section longitudinale médiane, les montre en S_2; elle n'en présenterait pas trace, si leurs bords ne se recouvraient pas.

Leurs faces supérieures sont aussi couvertes de poils très forts, obliques en arrière. En avant, sous $S_1 i$, on reconnait également l'existence d'un épaississement cuticulaire chargé de côtes courtes, mais très élevées, tranchantes et fortement découpées. Ces espèces de scies, que nous avons vu naître dans l'*Asellus*, ressemblent déjà ici aux peignes décrits dans les décapodes par plusieurs auteurs.

Au niveau de la FIG. 70, les saillies S_2 présentent déjà une forme plus analogue à celle qu'on leur connait chez l'*Oniscus*. Elles se dressent et limitent des sillons qui courent le long des faces de la pièce impaire. Leurs faces internes présentent encore à ce niveau une plaque d'épaississement de force médiocre et couverte de poils. Leurs bords supérieurs continuent aussi à en porter quelques-uns.

Dans la FIG. 71 elles présentent encore une disposition semblable à celle de l'*Oniscus*, mais elles sont bien plus minces. Elles portent sur leurs flancs les plaques cuticulaires et, sur leurs bords, des poils verticaux.

Nous les voyons enfin se terminer dans la FIG. 72. A ce moment elles ne portent plus qu'un paquet touffu de piquants sur la face qui regarde la lumière du canal intestinal. Il y a lieu de croire que leur portion postérieure ne forme point une languette libre, comme celle de l'*Oniscus*.

La saillie S_3 est des plus faciles à étudier. Apparue au niveau de la FIG. 69, elle se caractérise déjà dans la FIG. 70 : elle y porte deux cavités intracuticulaires sur ses faces latérales, et l'on remarque une touffe de poils raides à son sommet.

Plus loin, FIG. 71, deux nouvelles cavités cuticulaires apparaissent. Dans cette figure les deux cavités supérieures sont spéciales au *Gammarus*, et les inférieures sont homologues à celles de l'*Oniscus* et de l'*Asellus*.

Remarquons que la cuticule qui recouvre ces parties des faces latérales est bien moins puissante que dans l'*Oniscus*.

La partie postérieure est détachée du plancher, comme dans l'*Asellus*; elle est fort déprimée de haut en bas. Sa face supérieure porte à ce niveau des poils verticaux plus développés qu'en avant, mais qui sont loin d'atteindre les dimensions qu'ils présentent chez l'*Asellus*. Il existe aussi des poils à sa face postérieure, c'est-à-dire celle qui regarde la fente f'.

On remarquera aussi qu'elle ferme bien cette large fente qui sépare les bords de la lamelle annulaire.

La lame recouvrante parait faire entièrement défaut dans cette espèce.

Au contraire, la lamelle annulaire y prend une telle importance qu'on a de la peine à la reconnaître, et cela d'autant plus qu'elle est rejetée fort en arrière.

On la remarque surtout sur la partie postérieure de la voûte de la longue poche malaxatrice. Le point *x* de cette voûte indique approximativement le niveau où se fait l'union de l'intestin moyen avec l'intestin antérieur, et, comme la partie indiquée *ds* n'est qu'un diverticule en doigt de gant émis par la paroi de l'intestin moyen, et n'appartient nullement à celle de la poche malaxatrice, on voit que chez les *Gammarus* la paroi supérieure de l'intestin moyen n'empiète pas sur l'intestin antérieur. L'union de ces deux parties s'opère à peu près sur une section transversale régulière.

La lamelle annulaire constitue donc ici un tube en partie horizontal, très saillant vers l'arrière et fendu longitudinalement sur sa ligne médiane inférieure.

Leydig, Gamroth et d'autres auteurs considèrent cette lamelle annulaire du *Gammarus* comme un prolongement de l'estomac dans l'intestin moyen.

Personne n'indique sa signification ni ses rapports. Rappelons du reste, qu'elle a entièrement échappé aux anatomistes qui ont étudié les oniscides. Ils ne pouvaient donc pas chercher son homologue dans ce groupe. Ce fait démontre une fois de plus la nécessité d'étudier les organes comparativement.

L'intestin moyen est remarquable par différentes particularités. Rien n'y représente clairement la bande dorsale de l'*Oniscus*; mais on y découvre des productions intéressantes : le diverticule supérieur et les deux tubes parallèles.

Nous avons déjà appelé l'attention sur le diverticule supérieur, visible en *ds* dans la fig. **65**, qui en montre bien l'embouchure au-dessus de la lamelle annulaire ; nous avons dit que c'est un doigt de gant qui se projette vers l'avant. Les fig. **70**, **71** et **72** en font voir la forme aplatie en coupe transversale.

Il n'est nullement douteux que cet organe appartienne à l'intestin moyen; les caractères de son épithélium le démontrent suffisamment.

Les tubes parallèles *tp* ont été décrits par Leydig, Siebold, La Valette St Georges et Spence-Bate; Pereyaslawzewa et Rosiiskaya en ont fait l'étude embryologique. Nous les représentons en coupe. La fig. **75** contient dans sa partie supérieure leur section transversale. Ils se touchent à peu près, et ils conservent ces rapports sur toute leur longueur. Ils ne sont

pas libres comme les tubes de MALPIGHI des insectes, dont on a l'habitude de les rapprocher; une enveloppe de tissu conjonctif les relie au contraire solidement entre eux, ainsi qu'à la paroi supérieure de l'intestin, sur laquelle ils sont couchés.

Leur embouchure, comme celle des tubes de MALPIGHI, est reléguée assez loin vers l'arrière. Elle se fait à peu de distance du sphincter. La FIG. 76 montre que leur lumière, qui est partout assez réduite, communique avec celle de l'intestin en un point situé sur sa paroi latérale et un peu supérieure. De ce point, chacun des tubes marche d'abord presque transversalement vers la ligne médiane, mais, aussitôt après leur rencontre, ils se courbent et marchent parallèlement vers l'avant.

La paroi inférieure du tube digestif ne présente d'autres particularités que celles de l'embouchure du système de glandes annexes ou hépatiques.

Cette embouchure est disposée sur le même plan que chez les espèces précédentes, mais elle s'y simplifie un peu.

La FIG. 73 indique que le canal transverse s'ouvre tout simplement dans une partie déclive, située à l'union de l'intestin moyen avec l'intestin antérieur et visible en coupe longitudinale sur la FIG. 65.

Cette partie déclive représente seule l'arrière-poche des *Oniscus*. Le liquide peut s'en écouler facilement vers l'intestin moyen, mais son passage vers la poche malaxatrice est aussi rendu très facile par la largeur considérable que prend dans sa partie antérieure et inférieure la fente comprise entre les bords de la lamelle annulaire.

L'obturation est réalisée par des dispositions simplifiées. La cavité dans laquelle les canaux transversaux déversent leur contenu étant elle-même moins anfractueuse, elle pouvait être moins minutieusement protégée contre l'entrée des parcelles alimentaires.

La partie postérieure détachée de la pièce impaire S_3 joue certainement le rôle principal dans cette obturation. Elle est aplatie, très large et chargée de longs piquants au niveau de la partie élargie de la fente f^1; comme nous l'avons déjà fait remarquer, elle s'applique très bien sur les bords des lamelles annulaires *la* et paraît fermer exactement leur fente.

L'épithélium de l'intestin moyen fixe intensément les matières colorantes. Nous lui avons donné dans nos figures une teinte foncée qui le différencie, comme dans nos préparations, d'avec l'épithélium de l'intestin antérieur et des tubes parallèles.

Le sphincter est plus long que chez les oniscides. Au contraire, la troisième portion de l'intestin moyen n'est plus représentée chez le *Gammarus*. L'intestin postérieur s'unit directement à la région du sphincter, FIG. 66. Un repli assez marqué, surtout sur la face inférieure, se voit au point d'union. Une ou deux fibres musculaires plus fortes que les autres sont logées dans ce repli.

L'intestin terminal est court, plus court même que la région du sphincter. Il est muni comme chez l'*Oniscus* de fibres musculaires s'irradiant vers les deux cuticules dermiques, dorsale et ventrale.

Voici, en résumé, les traits caractéristiques du tube digestif du *Gammarus*.

Les protubérances marginales sont bien développées. Comme chez l'*Asellus*, les cinq pièces principales de la cavité malaxatrice se couvrent d'appendices cuticulaires, dont certains sont très développés et ont la forme de crochets.

Les pièces latérales, S_1, sont divisées en deux crêtes plus distinctes l'une de l'autre que dans d'autres espèces. Les forts piquants de sa crête supérieure forment, en marchant l'une vers l'autre, le plancher d'un compartiment supérieur de la poche malaxatrice. Nous n'avons trouvé dans les auteurs aucune indication de cette chambre supérieure, dans laquelle les aliments ne pénètrent pas.

Ces pièces ne portent pas de plaque d'épaississement cuticulaire à leur partie inférieure.

Les faces supérieures de S_2 ne portent plus de plaques en opposition avec celles de S_1, qui fait défaut aussi. Mais ces plaques sont représentées ici par une série de peignes peu nombreux, mais fort saillants, qui sont les homologues des côtes légères de l'*Oniscus*.

La face interne ou inférieure de S_2, au contraire, porte la plaque qui doit faire opposition à celle de la pièce impaire S_3, mais elle est relativement mince et porte des poils à sa partie antérieure.

La pièce impaire S_3 est constituée comme chez l'*Oniscus*, avec ces différences qu'elle présente une partie terminale postérieure plus aplatie, qu'elle porte des poils sur sa face supérieure et que la plaque de ses faces latérales est plus mince et contient deux cavités semi-circulaires au lieu d'une seule. La lame recouvrante n'existe pas. Au contraire, les lamelles annulaires sont très développées, et forment un tube fendu et saillant dans l'intestin.

L'intestin moyen n'empiète pas par sa paroi supérieure sur le plafond de la poche malaxatrice.

Il présente un diverticule dorsal placé sur le toit de la poche malaxatrice et deux tubes gisant parallèlement sur la partie postérieure. Après avoir fait un coude, ces tubes s'insèrent sur ses faces latérales. L'arrière-poche des glandes annexes n'existe pas; l'obturation de l'embouchure des glandes est due à des dispositions fort simples. Le sphincter est long et s'unit directement à l'intestin postérieur, car la troisième portion de l'intestin moyen fait défaut.

L'intestin postérieur diffère peu de celui de l'*Oniscus*.

Idotea tricuspidata.

(FIG. 77 A 80).

RATHKE, en 1820, a publié une description de l'*Idotea*, à laquelle les classiques contemporains empruntent encore leurs aperçus. HUET a étudié, en 1883, le tube digestif de l'*Idotea*, sauf la poche malaxatrice.

D'après la description de RATHKE, il faudrait admettre dans l'intestin antérieur une structure difficile à rapprocher, quant aux détails, de celle que nous avons décrite plus haut (GERSTÆCKER, MILNE-EDWARDS). Mais ces anciennes observations de l'illustre anatomiste ne s'accordent guère avec les faits que des moyens d'investigation plus parfaits que les siens nous ont révélés.

MAX WEBER (1884) a publié une monographie du *Glyptonotus* ou *Idotea sabini*. Sa description est assez sommaire quant au tube digestif, et nous ne saurions dire si la pièce médiane supérieure qu'il représente est identique à la pièce particulière que nous décrirons chez l'*Idotea*.

Nous allons nous borner à la simple description des pièces de la poche malaxatrice de cette intéressante espèce, en remettant à plus tard les remarques et rapprochements que l'on peut faire à leur sujet.

La FIG. 78 est une coupe à peu près parallèle à l'axe de l'œsophage et, par conséquent, oblique par rapport à l'axe de la poche malaxatrice, car ces deux parties font ensemble un angle obtus.

En *pr*, on reconnaît les protubérances marginales couvertes de poils raides.

S_1 y conserve sa signification habituelle. Ces pièces sont garnies de poils raides et portent en bas des plaques cuticulaires chargées de très

puissants peignes à longs poils. Sur la ligne médiane et la voûte se voit une pièce impaire, *psm*, qui se rattache à cette paroi dans les coupes précédentes. Elle est de forme à peu près triangulaire sur la vue de profil, FIG. 77.

C'est une pièce supplémentaire qui ne trouve son homologue dans aucune des pièces décrites plus haut. Plus loin, on trouve les pièces latérales antérieures $S_1 s$, portant des poils et des cuticules. Puis, les pièces latérales moyennes S_2 qui portent des plaques striées sur leurs faces intérieures opposées à S_3, mais les plaques cuticulaires de leurs faces supérieures présentent une série de peignes.

Enfin, on y trouve aussi la pièce impaire S_3 avec des plaques cuticulaires et des cavités semi-circulaires sur ses faces latérales, comme dans l'*Oniscus*, FIG. 79.

La lame recouvrante existe aussi; elle est même plus développée que chez les oniscides, FIG. 77, 79 et 80. Mais, et c'est là un détail plus curieux, les lamelles annulaires y sont extrêmement développées également et présentent la même forme que chez les *Gammarus*.

En résumé, l'*Idotea* présente, réunis dans un même individu, les caractères des trois espèces décrites plus haut : à savoir l'*Oniscus*, l'*Asellus* et le *Gammarus*.

De l'*Oniscus*, il possède les pièces cuirassées de plaques cuticulaires et sans poils de S_3 et S_2, ainsi que la lame recouvrante.

De l'*Asellus*, il a les protubérances marginales, les piquants raides et les peignes des reliefs antérieurs.

Enfin, il présente la lamelle annulaire des *Gammarus*, développée en un tube complet, quoique fendu, tout en possédant la lame recouvrante de l'*Oniscus* et de l'*Asellus*, laquelle fait défaut chez le *Gammarus*.

En outre, on y observe une pièce supplémentaire, *Psm*, FIG. 77 et 78, saillante à la face supérieure de la poche malaxatrice.

Vibila mediterranea.

(FIG. 81, 82 et 83).

Nous n'avons pas trouvé de description détaillée du tube digestif de cette espèce; il présente cependant des dispositions très intéressantes, comme on va le voir.

L'œsophage possède à peu près la même longueur que celui de l'*Oniscus* et du *Gammarus*.

La poche malaxatrice contient un appareil simple, et qui paraît représenter un stade de dégradation très remarquable.

Les reliefs S_1 sont à peine représentés par de légères saillies placées, comme dans l'*Anilocra* (voir plus loin), plutôt sur la paroi supérieure que sur la paroi latérale, FIG. 81. De plus, ces saillies sont plus longues que larges et présentent à peu près la même épaisseur sur toute la longueur de la poche, FIG. 82.

Les reliefs $S_1 s$ prennent subitement un grand développement, mais en arrière seulement, là où S_3 est déjà détaché du plancher, FIG. 83.

Les saillies S_2 et la saillie impaire S_3 sont bien développées, et leurs faces en opposition portent des plaques cuticulaires, mais sans cavités intra-cuticulaires, FIG. 81. La saillie S_3 a ici une forme que nous n'avons pas encore rencontrée. Elle est creusée d'un profond sillon en avant, et les deux parties latérales qui forment ce sillon sont extrêmement développées.

En arrière, la saillie S_3 se termine par une languette non bifurquée, portant de fortes dents, comme l'extrémité postérieure de S_2 et $S_1 s$ à ce même niveau, FIG. 83. Il n'y a pas de traces de lamelle recouvrante. La lamelle annulaire est longue. Elle commence en s'insérant au même niveau sur tout le pourtour de l'intestin, derrière les saillies stomacales, et s'avance assez loin en arrière. Les glandes hépatiques s'ouvrent souvent sous la saillie S_3.

Les cellules des glandes deviennent graduellement plus petites, à mesure qu'on se rapproche de leur issue dans l'intestin moyen. Tout en conservant des vacuoles dans leur protoplasme, et en absorbant avec la même teinte que les cellules hépatiques les différents colorants, elles sont devenues cylindriques et relativement petites. Rappelons que la même particularité s'observe aussi chez le *Gammarus*, FIG. 73. Mais ce genre de cellules ne s'arrête point à l'issue des glandes. Elles envahissent d'avant en arrière d'abord la paroi inférieure, puis les parois latérales et, enfin, tout le pourtour de l'intestin moyen et se répandent ainsi sur la plus grande partie de cet organe.

Cette espèce d'envahissement des glandes hépatiques sur l'intestin moyen, signalé déjà par CLAUS chez les tanaïdes, constituait, aux yeux de cet auteur, une marque d'origine commune, entodermique pour les deux organes. Néanmoins, il préfère s'en remettre à l'opinion de BOBRETZKY (1874) quant à l'origine de l'intestin moyen, et laisser en suspens l'explication du fait en question.

Pour nous, qui avons aujourd'hui beaucoup de raisons pour croire aux affirmations très catégoriques de REINHARDT, de PEREYASLEWZEWA, de ROSSIIKAYA, de NUSSBAUM, nous trouvons ce fait très bien en rapport avec l'origine entodermique de l'intestin moyen, ainsi que nous le dirons dans nos remarques et nos conclusions.

En arrière de l'intestin moyen, immédiatement au-devant du sphincter, il existe des glandes supérieures rudimentaires, analogues à celles du *Gammarus*.

Ce sont à peine de légers culs-de-sac formés de cellules cylindriques un peu plus hautes que les cellules intestinales.

En arrière du sphincter, commence bientôt l'intestin postérieur avec sa musculature extrinsèque, comme dans les autres espèces.

L'accentuation de la subdivision de S_3, la conservation des paires broyeuses de Pb_2p et Pb_3 (portion pylorique des auteurs), l'absence presque complète de tout autre renforcement cuticulaire, l'envahissement de l'intestin par un genre de cellules semblables aux petites cellules hépatiques et l'existence de glandes supérieures rudimentaires, tels sont les traits caractéristiques de la structure de la *Vibila* (1).

Anilocra mediterranea.

(FIG. 84 A 94).

Nous n'avons pas trouvé de description spéciale des parties intestinales de l'anilocre.

VON RATH (1890) ne parle que de la structure fine du noyau des cellules, qu'il considère comme des glandes buccales.

Le parasitisme a profondément modifié le système digestif de ces curieux animaux.

Leurs organes malaxateurs font preuve d'une grande simplification dans tous leurs détails. Mais cette simplification ne va pas jusqu'à la disparition complète des cinq pièces que nous regardons comme principales. Toutes sont représentées, ainsi que nous allons le voir en passant nos coupes en revue.

---

(1) Nous avons fait remarquer dans notre mémoire sur les glandes cutanées (*La Cellule*, t. VII, 2e fasc.) que cette même espèce est aussi très intéressante à d'autres points de vue.

La FIG. **84** est une coupe intéressant l'œsophage. Celui-ci est d'une structure fort simple, comme ailleurs; il est muni de fibres musculaires radiaires. L'organe S_3, que l'on y voit sous la section de l'œsophage, appartient à une évagination antérieure de la poche malaxatrice.

On reconnaît sans difficulté, dans la FIG. **87**, la section transverse de la partie postérieure détachée de S_3. L'analogie est évidente.

Les deux bourgeons latéraux S_2 représentent les lames latérales moyennes qui sont, ici, divisées en deux crêtes. La face inférieure de l'une, et la face supérieure de l'autre portent chacune une plaque d'épaississement cuticulaire, armée de côtes, FIG. **91** et **92**. Ces plaques représentent les deux plaques que porte la face supérieure en avant et la face inférieure en arrière chez l'*Oniscus*, Pb_2p, Pb_2a. La dernière de ces plaques est en opposition avec la plaque de la pièce impaire S_3 et l'autre fait face à la plaque qui est portée par une saillie de la voûte. Celle-ci est l'homologue de la pièce latérale antérieure S_1 et sa plaque est semblable aux autres et porte des côtes.

Dans la FIG. **86** qui est antérieure, la pièce impaire S_3 se retrouve sous la forme d'une éminence très élevée et qui se dessine sur la face extérieure de la poche comme une profonde gouttière ouverte en bas. On y voit bien les faces épaissies de ses faces latérales opposées aux pièces S_2. Ces dernières dans cette région ne sont plus divisées en deux crêtes; elles ont une forme régulière et portent leurs plaques sur des faces faisant un angle entre elles. Les pièces antérieures S_1 sont plus saillantes et portent une plaque plus épaisse (1).

Dans la FIG. **85**, plus antérieure encore, on n'aura pas de peine à reconnaître en S_1 les pièces latérales antérieures

Les parties du plancher indiquées S_2, dans la même figure ne sont que les portions antérieures des pièces latérales moyennes. Ces deux pièces, si distantes l'une de l'autre dans la figure précédente, se sont donc, à un niveau antérieur, rapprochées et soudées. A ce même niveau, la pièce impaire S_3 présente encore la forme d'une éminence, mais cette éminence s'y trouve enfermée dans un récessus du plancher.

(1) La position si élevée de ces saillies S_1 nous a fait hésiter un moment sur leur véritable signification. Mais ayant eu l'occasion récemment de couper des *Cymothoa*, nous avons constaté que cette espèce présente bien un stade intermédiaire entre la *Vibila* et l'*Anilocra*. Les pièces S_1 y sont identiques à celles de l'*Anilocra*, mais leur position ne permet pas de douter de leur homologie.

En avant, la saillie impaire qui est la continuation de la pièce médiane S_3 s'atténue encore et disparait. A ce moment, le récessus prend la forme d'un simple tuyau à section régulière. Les muscles, *m*, visibles sous le récessus, sont les branches postérieures d'un système crucial analogue à celui dont nous avons signalé l'insertion sur l'extrémité antérieure de la pièce impaire chez l'*Oniscus*, FIG. 3 (1).

On peut se figurer la genèse du récessus en admettant que la pièce médiane s'est trouvée attirée violemment vers l'avant, sous l'action de muscles insérés à son sommet, et qu'en même temps les parties voisines du plancher se sont trouvées entrainées et ont formé cul-de-sac.

Les pièces S_1 ne sont plus représentées que par de simples épaississements.

Nous ne trouvons chez l'*Anilocra* rien d'analogue aux protubérances marginales, aux lamelles annulaires, à la lame recouvrante, ni aux poils et crochets des autres espèces.

L'intestin moyen présente comme trait de structure caractéristique l'existence de nombreuses villosités digitiformes et plus ou moins lamellaires.

C'est là un fait assez rare chez les arthropodes, où le système digestif a plutôt une tendance à augmenter sa surface d'absorption et de sécrétion par le moyen d'évaginations de la paroi, qu'à l'aide de bourgeons ou d'invaginations intérieures, du genre de celles qui caractérisent l'intestin des vertébrés.

Les glandes annexes sont très volumineuses; disons un mot de leurs rapports avec l'intestin moyen.

De chaque côté elles s'unissent en un tube unique qui marche vers l'avant, longitudinalement et non transversalement comme dans les autres espèces décrites. Ces deux canaux sont visibles, FIG. 90, en dessous de la coupe d'une lame qui présente les cellules plus plates de la paroi inférieure de l'intestin moyen.

Ils présentent une musculature circulaire assez puissante. Les FIG. 88 et 89, qui représentent deux sections successives antérieures à la FIG. 90, démontrent que ces deux canaux se jettent dans un conduit commun et que ce conduit s'ouvre dans l'intestin par un orifice assez large; celui-ci n'est en définitive qu'une fente comprise entre les pièces latérales moyennes S_2, les lamelles annulaires faisant défaut.

(1) On peut remarquer dans la FIG 11 que la pièce S_3 s'engage déjà, chez l'*Oniscus*, sous le plancher; il s'y forme un très petit récessus, qui peut sans doute s'accentuer quand la croix musculaire se contracte.

L'éperon postérieur de la pièce médiane S_3 ne se continuant pas jusqu'au niveau de l'orifice, l'obturation de ce dernier paraît être assez incomplète. Il se pourrait que cette obturation se fasse suffisamment par l'affaissement ou par la contraction des muscles de chaque canal, ou même par l'affaissement des parois du sac commun et des pièces S_2, FIG. 88.

Nous n'avons pas étudié d'une manière approfondie les portions postérieures de l'intestin moyen ni l'intestin postérieur, mais les indications incomplètes que nous possédons nous permettent de croire qu'elles présentent peu d'intérêt.

L'*Anilocra* est donc remarquable par la simplicité des pièces qui représentent à l'évidence les cinq pièces principales de la poche malaxatrice. La présence de plaques chitineuses épaisses et couvertes de côtes saillantes permet de rapprocher leur intestin antérieur de celui des oniscides. L'absence de piquants chitineux sur ces pièces distingue l'anilocre de l'*Asellus aquaticus*.

La pièce impaire S_3 présente comme particularité de s'enfoncer en forme de crête sous le plancher de la poche malaxatrice, donnant naissance ainsi à un récessus tubulaire qui s'avance jusque sous l'œsophage.

L'intestin moyen est remarquable par ses villosités intérieures.

Enfin, l'obturation de l'embouchure des glandes annexes paraît très incomplète, ou du moins elle est réalisée par des moyens très élémentaires.

Phronima sedentaria.

Cette curieuse espèce a été décrite par DOHRN, CLAUS, MAYER; la monographie de CLAUS est la dernière et la plus complète de ces descriptions.

CLAUS nous représente cet animal comme possédant des glandes salivaires très développées. En 1881, ce fait paraissait exceptionnel pour les édriophthalmes. Il décrit un estomac avec ses deux poches dépendantes, qu'il ne croit pas de nature glandulaire; mais il nie l'existence de cellules glandulaires dans tout le tractus intestinal, y compris l'estomac avec ses deux poches. (1)

L'absence de glandes hépatiques serait une anomalie si étrange que, malgré l'autorité de CLAUS, nous avons cru utile de contrôler ses assertions. D'autant plus que GERSTÆCKER fait ressortir l'intérêt de ce fait et pense que, chez ces animaux, le développement des glandes salivaires serait connexe de la disparition des glandes digestives.

(1) Voir ses textes dans notre résumé terminal.

Les coupes transversales de l'animal entier permettent d'étudier les deux sacs de CLAUS et leurs rapports avec le tube digestif.

Ce sont en effet deux grandes poches placées contre la paroi inférieure de l'estomac, mais leurs dimensions sont telles qu'à un certain moment elles l'enveloppent de toute part et vont se toucher au-dessus de lui. Les deux poches communiquent entre elles par un large conduit de même nature qu'elles-mêmes. Ce conduit s'ouvre en même temps très largement dans le tube digestif, FIG. 93. Cette communication a lieu entre les prolongements postérieurs de deux légères saillies S_3 recouvertes d'une cuticule épaisse, plus profondément subdivisées encore que dans les *Vibila* (comparez fig. 30 de CLAUS). A partir de ce moment, l'intestin se rétrécit rapidement et prend bientôt un revêtement épithélial à cellules beaucoup plus grandes.

Les cellules qui tapissent ces sacs diffèrent complétement de l'épithélium du tube digestif. Ce sont des cellules allongées, presque toutes chargées de vacuoles, absolument comme les cellules de la partie antérieure des glandes hépatiques des *Gammarus* et des *Vibila*, FIG. 94.

D'ailleurs le contenu des glandes et le sort des aliments achèvent de nous éclairer sur la nature de ces poches. L'un des individus que nous avons coupés avait le tube gorgé d'aliments jusqu'en arrière de la communication avec les poches. Or, ces aliments qui occupaient toute la lumière stomacale s'arrêtaient absolument a l'entrée des poches sans y pénétrer, FIG. 93. Celles-ci étaient remplies d'un produit de sécrétion finement granuleux, mélangé d'une assez grande quantité de boules graisseuses. On trouve ce même produit dans toutes les glandes hépatiques.

Ces observations ont été répétées plusieurs fois.

Ainsi, les relations de ces poches avec le tube digestif, la nature des cellules qui les tapissent, le produit qu'elles contiennent, la marche des aliments, tout enfin nous prouve à l'évidence que, si modifiés qu'ils soient, ces organes sacciformes sont bien les homologues des glandes digestives ou hépatiques.

Bopyrides.

Les animaux de ce groupe ayant fait le plus souvent l'objet d'études particulières, nous avons jugé convenable de présenter à part un petit aperçu des travaux qui traitent du système digestif de ces formes rétrogrades.

La structure du tube digestif des *Gyge* femelles a été étudiée surtout par CORNALIA et PANCERI.

Ils y décrivent, à la suite d'un œsophage étroit, une poche dont la paroi présente un grand nombre de papilles qui pendent dans la lumière de la cavité. De cette poche part un tube étroit, rectiligne et se rendant à l'anus.

Gerstaecker n'hésite pas à considérer cette poche à papilles comme l'homologue de la première portion de l'intestin moyen des oniscides. Aussi, appelle-t-il la portion étroite rectiligne qui lui fait suite du nom de *Enddarm*.

Giard et Bonnier n'ont pas fait l'anatomie interne des *Ione* et des *Gyge*, mais ils ont décrit dans certains entoniscides parasites une poche identique à celle des bopyrides femelles, dont ils déterminent mieux les rapports avec les autres organes. Ainsi, ils indiquent qu'elle est reliée par des fibres musculaires à la cuticule. Les glandes hépatiques se déversent dans le cul-de-sac qui représente seul l'intestin de ces animaux, en arrière de la poche à papilles.

Cornalia et Panceri avaient trouvé des amas glandulaires à côté de la poche des *Gyge*; ils s'étaient cru en présence de glandes salivaires. Gerstaecker, Giard et Bonnier croient ce fait discutable.

Nous avons examiné deux espèces de bopyrides mâles et femelles : le *Gyge branchialis* parasite de la cavité branchiale de la *Gebia littoralis*, et l'*Ione thoracica* qui vit sur la *Callianassa subterranea*. La simplicité des organes digestifs s'y caractérise encore plus que dans l'anilocre; cela se constate surtout dans les particularités de la poche malaxatrice

Ione thoracica.

MALE.

Le mâle de cette espèce paraît avoir subi dans tous ses organes une rétrogradation plus marquée que la femelle, sur laquelle, comme on sait, il vit en parasite.

Chez lui, un œsophage court et très simple conduit dans une poche assez spacieuse qui est l'homologue de la poche malaxatrice.

Comme chez les autres types décrits, les parois de cette poche sont reliées par des fibres musculaires à la cuticule dermique.

Mais dans sa structure intérieure la simplification est poussée bien plus loin que chez l'anilocre, car les cinq pièces principales n'y sont plus reconnaissables avec certitude. Les coupes transversales présentent toutefois de légères saillies sur ses parois; mais au sujet de leur homologie, l'on ne peut guère qu'émettre des hypothèses.

Ainsi, on pourrait se demander si le simple épaississement de l'épithélium qui, dans la FIG. 95, occupe la ligne médiane supérieure représente la dent impaire supérieure de l'*Idotea*, ou bien les pièces latérales antérieures S_1, qui se seraient rapprochées au niveau de cette partie, mais qui en arrière s'écarteraient l'une de l'autre.

Aucune cuticule ne tapisse la face intérieure de cette cavité.

Remarquons que les muscles, vus dans une coupe transversale, sont tous disposés radialement, et doivent par conséquent agir comme dilatateurs de cette cavité. Ces muscles sont plus nombreux en certains endroits de la poche.

L'intestin moyen est remarquable. Il est assez développé en diamètre au voisinage de la poche malaxatrice, mais il subit plus loin une réduction qui approche de l'atrophie.

La FIG. 96 est une coupe transversale passant à travers la portion antérieure de cette partie, au niveau de l'embouchure des glandes annexes. Cette figure a été prise sous un plus fort grossissement que les autres.

Ces glandes, quoique simples, sont volumineuses et leurs cavités sont larges. Leur embouchure se fait largement et sans dispositions spéciales à l'union de l'intestin moyen avec l'intestin antérieur. Au delà de leur point d'union, l'intestin moyen devient rapidement très mince, FIG. 97; on a de la peine à y reconnaitre une lumière. Plus loin, il se réduit à un simple cordon cellulaire tellement mince et si souvent altéré dans les coupes, que sa perméabilité serait fort douteuse si on ne trouvait dans l'intestin plus large *des restes incontestables du suc granuleux des glandes annexes*. Ces êtres sont donc à tous les points de vue plus dégradés que les anilocres, qui sont des parasites extérieurs jouissant encore de la liberté dans une certaine mesure. Cependant, au point de vue du système digestif, ils le sont moins que les entoniscides chez lesquels, d'après GIARD et BONNIER, l'intestin moyen n'est plus qu'un cul-de-sac sans anus.

FEMELLE.

La femelle possède une poche malaxatrice plus puissante, remarquable surtout par ses plis saillants, dans lesquels nous ne chercherons pas à reconnaître les pièces typiques. Les dimensions de l'organe sont beaucoup plus fortes que chez le mâle. C'est la femelle qui a été généralement étudiée chez les parasites. On voit qu'elle diffère notablement du mâle.

Gyge branchialis.

Le mâle diffère peu de celui de l'*Ione*. Chez la femelle, la poche malaxatrice est munie d'un grand nombre de plis longitudinaux et de papilles très saillantes (Cornalia). Elle possède aussi une musculature dilatatrice très puissante.

Giard et Bonnier ont décrit une disposition semblable chez l'*Entoniscus*; mais ils n'attribuent point à cette musculature la même action que nous.

REMARQUES.

On a pu voir que nous différons d'avis avec Gerstæcker au sujet de la signification de la poche digestive des bopyrides. Pour cet auteur, cette poche représente l'*intestin moyen;* pour nous, au contraire, c'est l'homologue de *la poche malaxatrice* des édriophthalmes normaux.

Nous reviendrons sur ce point.

En résumé, les bopyrides ont un tube digestif simplifié, surtout chez le mâle; la poche malaxatrice en constitue la partie la plus spacieuse; elle n'est pas tapissée de cuticule et possède de nombreux muscles dilatateurs; elle porte, surtout chez les femelles, des saillies variées, nombreuses et dans lesquelles on ne reconnaît plus guère les pièces typiques.

Les glandes annexes sont volumineuses, mais simples, et leur embouchure ne présente aucun détail particulier. L'intestin moyen, au contraire, est très réduit et dans un état voisin de l atrophie, surtout chez le mâle.

CHAPITRE II.

Descriptions histologiques.

Nous exposerons sous ce titre nos observations sur la structure fine des tissus qui composent le tube digestif. Nous insisterons sur certaines parties et sur certaines espèces plus que sur d'autres, suivant l'intérêt qu'elles présentent.

INTESTIN ANTÉRIEUR.

L'œsophage et la poche malaxatrice, quelles que soient les particularités anatomiques qu'ils présentent, montrent pourtant la plus grande analogie dans leur structure histologique.

Cette structure, très différente de celle de l'intestin moyen, se rapproche remarquablement de celle de l'intestin postérieur. Ce fait se maintient avec une constance parfaite dans toutes les espèces que nous avons étudiées; nous en reparlerons au troisième chapitre, à cause des conséquences qu'il entraîne.

Un double caractère histologique sépare nettement l'intestin antérieur de l'intestin moyen.

D'abord l'épithélium est constitué par une couche simple de petites cellules, plus ou moins cylindriques et bien différentes des cellules gigantesques de l'intestin moyen. Les coupes représentées dans les FIG. **4**, **5**, etc., où les deux épithéliums s'unissent, sont assez significatives pour que nous n'insistions point davantage. Le passage d'une région épithéliale à l'autre se fait très brusquement. Cependant les coupes longitudinales montrent d'ordinaire trois ou quatre cellules présentant des caractères de transition

Le second caractère spécial à l'intestin antérieur est fourni par la musculature. Des muscles nombreux et puissants relient de toutes parts la cuticule œsophagienne à la couche chitineuse épidermique. Ces faisceaux si riches, nous ne les avons jamais retrouvés dans l'intestin moyen; ils

reparaissent dans l'intestin postérieur. Ainsi un épithélium spécial et une musculature extrinsèque, tels sont les deux caractères que nous retrouvons dans toutes les parties de l'intestin que nous avons nommées intestin antérieur, tant chez l'*Oniscus asellus* que chez l'*Anilocra* et les deux sexes du *Gyge* et de l'*Ione*.

Nous savons d'autre part, grâce à l'embryogénie de quelques espèces, que l'ectoderme fournit l'œsophage et la poche malaxatrice, tandis que l'entoderme forme l'intestin moyen avec ses glandes digestives. La cause première de ces différences paraît donc due à la différence d'origine embryonnaire.

Œsophage.

Cette portion est constituée partout par une assise de petites cellules, qui forme la couche-matrice d'une cuticule mince, vitrée et dépourvue d'appendices.

En dehors de cette première assise, se trouve la tunique musculaire qui est formée de fibres longitudinales et de fibres circulaires, striées toutes deux. Chose remarquable, les fibres circulaires sont ici à l'extérieur des longitudinales. Les premières sont beaucoup plus puissantes que les dernières, surtout aux deux extrémités de l'œsophage, où elles ont une tendance à s'accumuler en sphincters. Nous attirons l'attention du lecteur sur cette disposition des fibres, parce que dans l'intestin moyen cette disposition est renversée : les fibres longitudinales y sont à l'extérieur des circulaires. Toutefois, comme nous l'avons vu, les fibres circulaires du sphincter *S*, FIG. 27, sont externes par rapport à toutes les autres couches musculaires. Serait-ce une règle générale que la couche musculaire la plus puissante soit toujours placée à l'extérieur de la couche la plus faible? Nous sommes enclin à le penser, en tenant compte de certaines données que nous avons recueillies nous-même ou trouvées dans les travaux variés des auteurs.

Les muscles extrinsèques unissent sous diverses obliquités la cuticule œsophagienne à la cuticule dermique d'une part, ou à la charpente chitineuse d'autre part. Ce sont des fibres striées présentant, surtout chez l'*Asellus*, une large gaîne de protoplasme non différentié avec de nombreux noyaux. Ce caractère, qui identifie ces muscles avec les autres muscles du corps, les distingue notablement des fibres de la musculature propre du tube digestif. Car nous verrons plus loin que le protoplasme de ces dernières, loin de

former une gaine complète, est à peine représenté encore par de faibles accumulations isolées de substance granuleuse non différentiée.

La striation de ces fibres extrinsèques est fort nette; mais près de leurs extrémités la striation transverse disparaît. Très souvent leurs stries longitudinales sont en cet endroit plus fines et moins distinctes et en même temps la fibre prend un aspect brillant et une consistance plus dure et comme tendineuse. Nous montrerons plus loin que c'est là l'origine des tendons, des apodèmes et de la charpente chitineuse de ces animaux et des crustacés en général.

La terminaison tendineuse écarte les cellules épithéliales pour s'insérer *toujours* à la cuticule même; avant d'atteindre cette cuticule, elle se divise parfois en plusieurs branches, FIG. 7. Les cellules épithéliales insérées entre les branches fibrillaires sont souvent déformées et beaucoup plus élevées que leurs voisines; les mouvements des tendons les modifient peut-être pendant leur croissance.

Poche malaxatrice.

Après la description des tissus œsophagiens il n'y aurait rien à ajouter pour la poche malaxatrice, si nous ne voyions pas surgir chez quelques espèces non parasites des dépendances cuticulaires remarquables à bien des points de vue.

Cuticule.

On peut dire en général qu'elle est mince, vitrée et dépourvue d'épaississements ou d'appendices, partout ailleurs qu'au niveau des divers reliefs de la paroi. Toutefois, parmi ceux ci les lamelles annulaires ne possèdent aucune de ces particularités dans leur cuticule. Nous en aurions dit autant de la lame recouvrante des oniscides, si un examen plus attentif ne nous y avait fait découvrir des rudiments de productions spéciales.

Nous avons à signaler trois formes différentes d'appendices cuticulaires, les *poils* ou *dents*, les *plaques massives* et les *plaques creuses*.

Tous les appendices allongés et pointus soit de la finesse d'un cheveu, soit de l'épaisseur massive des dents d'écrevisse, sont des productions du genre de celles que LUBBOCK (1) range sous l'appellation de « ordinary

(1) Sir JOHN LUBBOCK. *The senses of animal*, p. 16.

surface hairs ». Nous n'y avons pas vu de poils innervés que l'on puisse regarder comme des organes du goût.

Les dépendances les plus simples que nous connaissions sont les petites pointes alignées et à peine perceptibles que nous présente l'*Oniscus* à la surface inférieure de sa lame recouvrante, FIG. 13 et 15. Chez l'*Asellus aquaticus*, ces pointes deviennent déjà des poils raides, mais encore bien délicats, FIG. 52. Viennent ensuite les touffes de poils fins et longs, qui se rencontrent chez toutes les espèces en nombre variable. La cuticule ne présente à leur point d'insertion ni perforation, ni aucune particularité de structure; ils paraissent être une dépendance des couches *les plus externes* de cette membrane.

Enfin certains appendices se transforment en solides piquants, d'autres en véritables crochets, qui garnissent alors les reliefs S_1, S_1s des gammarides et des asellides.

Plus ils deviennent massifs et plus la cuticule qui les porte se modifie. Finalement, la cuticule paraît participer tout entière à leur formation, et alors le crochet présente en son centre un pertuis communiquant avec le protoplasme de la cellule épithéliale sous-jacente. Les gros crochets des *Gammarus* présentent même une striation très évidente comme les épaisses cuticules dermiques de ces animaux. Nous ne doutons point que les dents des écrevisses ne soient des productions analogues.

Une seconde production cuticulaire est représentée par les plaques d'épaississement Pb_1, Pb_2a et Pb_2p, FIG. 6, 11, 12, 13, 50, 51, 52, 70, 71 et autres. Ce sont de véritables meules broyeuses, Pb_1 et Pb_2a, qui se font face, et présentent une structure semblable. L'épaisseur de toutes ces plaques varie énormément. Depuis l'épaississement à peine appréciable des anilocres en Pb_2a, FIG. 86, jusqu'aux massifs que porte la saillie S_2 des *Oniscus*, nous trouvons toute une échelle de transitions.

La surface libre de toutes ces plaques présente toujours des stries saillantes, des côtes généralement peu proéminentes, qui servent peut-être comme les rainures des meules à retenir et à broyer plus sûrement les aliments. Nous avons admiré les courbes élégantes formées par les côtes des plaques Pb_1 et Pb_2, FIG. 9. Les côtes des Pb_2p sont, au contraire, droites, verticales et parallèles entre elles.

Il est intéressant de remarquer que les côtes des Pb_1 et Pb_2a peuvent devenir saillantes et tranchantes à la fois comme des couteaux, ou plutôt

comme de véritables scies, car leur tranchant est dentelé. Cela se voit déjà chez l'*Asellus aquaticus*, principalement à l'extrémité médiane de ces côtes, FIG. 50.

Mais, dans le *Gammarus* et l'*Idotea*, les dentelures prenant des proportions exagérées, chaque côte représente plutôt un vrai peigne à dents obliques. Nul doute que ce ne soit encore là l'origine des peignes dont on parle tant dans les mémoires sur les décapodes. Il n'est pas inutile de s'en souvenir.

La pièce moyenne S_3 présente dans la paroi de ses plaques broyeuses une particularité qui mérite d'être signalée à part. Ces plaques Pb_3, FIG. 13, 16, 51, 70 et 71, sont remarquables non pas à cause de l'épaisseur de la cuticule qui les recouvre, mais à cause de la constitution de celle-ci. En fait de stries de structure, on n'y voit plus que celles qui sont *parallèles* à la surface et même elles ne sont pas toujours faciles à distinguer; les stries perpendiculaires ne sont pas visibles. Mais elle se font remarquer surtout par la présence d'une volumineuse cavité, généralement lenticulaire, à face plane dirigée vers l'extérieur, FIG. 13. On dirait, à la voir, qu'elle est le résultat d'un clivage localisé de la cuticule, produit par le développement plus rapide en ce point d'un certain nombre des minces lamelles qui la composent. Cette cavité se voit dans le schéma, FIG. 2. On y remarque qu'elle présente une forme allongée, comme celle de la plaque, FIG. 16. Vers l'avant, elle s'atténue; vers l'arrière, elle parait cesser brusquement, mais en réalité elle se recourbe vers le bas pour aller se perdre dans le plancher.

Chez le *Gammarus*, cette cuirasse latérale paraît plus faible; sa surface externe, comme celle de la plaque qui lui fait opposition, Pb_2p, y reprend des côtes saillantes. En revanche, elle présente une autre particularité : une seconde plaque, en tout semblable à la première, quoique plus petite, se voit au-dessus de celle-ci tout près du sommet de la pièce, FIG. 71. Chez la *Vibila* et la *Phronima*, ces cavités intracuticulaires n'existent pas sur les côtés de S_3, toutes les pièces y présentent la structure ordinaire, FIG. 81, 82 et 86.

Telles sont les particularités de la cuticule de la poche malaxatrice : poils ou crochets divers, plaques d'épaississement et cavités intracuticulaires.

L'épithélium-matrice de la cuticule présente un détail à noter.

L'épaisseur de cette couche épithéliale est très variable. Toutefois, elle reste toujours formée par une assise unique de cellules cylindriques plus ou moins élevées. La hauteur de ces cellules est donc l'unique cause de ces variations d'épaisseur.

Or, il est bon de remarquer que cette élévation de l'épithélium coïncide toujours avec un épaississement de la cuticule. En effet, les plaques broyeuses des différentes espèces sont portées par des épithéliums d'une hauteur proportionnelle au degré de l'épaisseur de ces plaques. Les cellules qui sont chargées de construire et de supporter ces plaques se distinguent donc de leurs voisines par un accroissement de volume. En même temps ces cellules paraissent plus granuleuses, plus riches en protoplasme, comme on le remarque nettement sous les plaques Pb_3 de l'*Asellus* et du *Gammarus*, FIG. **51**, **70** et **71**. Ainsi, les cuticules épaisses qui paraissent supporter des pressions plus fortes, loin de tasser l'épithélium-matrice, comme on pourrait le supposer à priori, sont au contraire portées par une couche de cellules très hautes. Ce fait n'est pas spécial aux épithéliums que nous étudions ici ; nos observations nous permettent de conclure que c'est là la loi générale pour les cuticules des arthropodes. Mais nulle part, croyons-nous, cette loi ne se montre plus nettement que dans les estomacs broyeurs.

Les muscles de la poche malaxatrice ne présentent au point de vue histologique aucun caractère qui les différencie de ceux de l'œsophage.

Les muscles extrinsèques qui s'insèrent à la paroi vont jusqu'à la cuticule tantôt en écartant les cellules, tantôt en se divisant en fibrilles et en s'insinuant entre elles. Au niveau des plus grands faisceaux, qui s'insèrent surtout aux extrémités des plaques broyeuses, il n'y a plus moyen souvent de reconnaitre l'épithélium sur une étendue notable, FIG. **11**.

INTESTIN MOYEN.

L'épithélium de cette portion intestinale est remarquable dans beaucoup d'espèces par la grandeur de ses cellules. Chez les oniscides, elles sont énormes, et leurs noyaux, ainsi que nous l'avons dit, atteignent parfois des dimensions telles qu'il est facile de les distinguer à l'œil nu.

Leydig et deux savants belges, Carnoy et Van Bambeke, ont traité spécialement de la structure de ces cellules et de leurs noyaux.

Disons tout de suite au lecteur que nous avons considéré l'étude du noyau comme un chapitre spécial de cytologie, qu'il serait inutile d'aborder dans un mémoire monographique.

Oniscus asellus.

C'est dans la région antérieure de l'intestin moyen de l'*Oniscus asellus* que les cellules atteignent leur plus grande dimension. Leur disposition est très régulière, FIG. 19.

Sur la face dorsale qui comprend les plus gros éléments, elles sont disposées en séries régulières, longitudinales et parallèles à la bande dorsale. Mais vers l'extrémité de cette bande, ces séries sont interrompues par d'autres séries qui décrivent une courbe autour d'elle pour se continuer régulièrement vers l'arrière (LEREBOULLET). La FIG. 19 donne une très bonne idée de cette curieuse disposition. On y remarque également que les cellules ventrales sont disposées tout aussi régulièrement en séries longitudinales, mais ces séries s'arrêtent contre l'aire formée par les éléments qui rayonnent de l'extrémité de la bande dorsale. Les deux rangées médianes de cellules sont les seules qui passent directement de la portion antérieure jusque dans la portion moyenne.

La structure de la bande dorsale doit nous occuper quelques instants.

Prions d'abord le lecteur de jeter un regard sur la section de cette bande, qui s'aperçoit dans les FIG. 21 à 26. On y remarquera facilement que les deux séries longitudinales de cellules constituent à elles seules la bande saillante, excepté peut-être tout en avant, au niveau de la FIG. 21, où les deux rangées longitudinales voisines paraissent contribuer pour une part à former le pédicule de la queue d'aronde.

C'est surtout à la forme particulière de ces cellules et à leur grande dimension qu'est due la saillie que fait cette bande

Chacune d'elles est plus ou moins taillée en biseau et plus ou moins développée latéralement suivant la région de l'organe que l'on considère. On croirait d'après cela que les cellules au niveau de la bande dorsale devraient avoir des dimensions colossales, mais, en général, elles ne sont guère plus volumineuses que les autres, comme on va le voir.

Revenons à notre FIG. 19. On peut y constater très bien que la bande, ainsi que nous venons de le dire, ne comprend que deux rangées de cellules, même dans la partie la plus large et spatuliforme, indiquée dans cette figure.

Mais, tandis que ces cellules vues de face ont une forme régulièrement carrée en avant, elles prennent en arrière une forme allongée; elles s'étendent fort loin dans le sens transversal par rapport à l'axe de l'intestin, en se comprimant fortement dans le sens antéro-postérieur. Elles perdent donc dans un sens ce qu'elles gagnent dans l'autre.

On se rend très bien compte de leur forme en examinant attentivement la FIG. 23, qui est une coupe de la partie élargie, et la FIG. 19. Dans la partie postérieure de cette dernière, on voit que les cellules recouvrent leur forme carrée, sans reprendre pourtant les mêmes dimensions qu'en avant, car tout l'épithélium voisin du bout postérieur de la bande est formé de cellules plus petites.

Signalons encore les FIG. 25 et 26, qui montrent les dernières cellules de la bande enclavées comme des coins dans la cavité épithéliale.

La paroi ventrale de l'intestin présente, avons-nous dit, un épaississement faisant face à la bande dorsale. Nos coupes transversales démontrent qu'il est dû tout simplement à l'accroissement des cellules dans le sens radial du tube intestinal. Elles prennent la forme de prismes, quelquefois très allongés, FIG. 31. Leur noyau aussi s'allonge beaucoup dans le même sens.

On reconnaît à première vue dans la plupart d'entre elles un protoplasme granuleux, traversé par des fibrilles très variables en nombre et en dimension, mais assez constamment dirigées de la surface libre de l'épithélium à la surface adhérente. Ces fibrilles, parfois très puissantes, sont connues de tous ceux qui depuis LEYDIG ont eu sous les yeux l'épithélium qui nous occupe. Leurs faisceaux constituent les colonnes en palissades de HUET (1). Les partisans de la structure exclusivement *fibrillaire* du protoplasme — par opposition à la structure *réticulée*, qu'à la suite surtout des travaux de CARNOY on lui reconnaît généralement aujourd'hui — ont pu y voir un objet très favorable à leur thèse. Cependant, avec un peu d'attention et à l'aide de bons objectifs, on s'assure aisément que ces grosses fibres ne sont que des portions fortifiées du réticulum général, des séries de trabécules placées bout à bout et fortement épaissies. Elles ne sont nullement isolées du système réticulaire; elles s'y rattachent au contraire

(1) HUET : *Nouvelles recherches sur les crustacés Isopodes;* Journal de l'Anat. et de la Phys., 1883.

par de fines fibrilles qui se fixent sur elles. On constate surtout ces liaisons aux endroits les plus minces des coupes colorées très fortement au bleu carmin et montées dans la solution glycérinée ou dans un milieu moins réfringent encore. Il est alors facile de voir les grosses fibres s'épanouir à leurs extrémités en un pinceau de fibrilles qui se perdent dans le réticulum général, et se réunir entre elles sur leur parcours par des trabécules transversales ou obliques.

D'ailleurs, s'il était démontré que dans certaines cellules fortement différentiées et vieilles, comme celles dont nous traitons, il existe des fibres sans connexions, rien n'empêcherait d'admettre que certaines trabécules brisent leurs liens et s'isolent; cela se voit même souvent dans d'autres cellules. Mais il nous a paru utile de démontrer que l'un des objets les plus favorables en apparence à la théorie fibrillaire peut au contraire servir à la démonstration de la structure réticulaire de l'élément plastinien.

Nos FIG. **31**, **32**, **34** et **35** donnent une idée de la variété d'aspect et de disposition que présente le réticulum des cellules de l'intestin et surtout sa partie différentiée en fibrilles fasciculées ou pénicillées.

D'ordinaire, les plus fortes d'entre ces fibrilles adhèrent fortement à la membrane sur laquelle ils s'implantent. Les dissociateurs ne les arrachent point, ils les brisent et les membranes balayées au pinceau sous un filet d'eau montrent des séries de petites épines, qui ne sont autre chose que la base rompue de ces colonnettes. On reconnait alors facilement la répartition régulière de ces dernières à la surface de la membrane, FIG. **34** et **35**. Elles sont toujours plus saillantes dans la zone périphérique et, comme elles sont à peu près parallèles de cellule à cellule, elles rendent souvent difficile la distinction de la membrane qui sépare les éléments.

C'est surtout en dissociant les cellules qu'on se convainc de l'existence de cette membrane. On la voit bien aussi sur les coupes tangentielles.

Elle est mince et apparait comme une ligne très délicate.

Les grandes cellules épithéliales qui constituent le fond de la gouttière dorsale, *rd*, FIG. **23**, sont très riches en colonnes puissantes.

Outre le réticulum protoplasmatique avec ses modifications, il nous faut signaler encore la présence assez fréquente de vacuoles près du noyau, FIG. **31**.

L'épithélium intestinal de l'*Asellus aquaticus* n'est pas moins intéressant que celui de l'*Oniscus*. Nous retrouvons encore ici une symétrie admirable dans la disposition des cellules. Le fond de la gouttière médiane dorsale

est formée par deux rangées longitudinales toutes spéciales. Larges en avant, elles se rétrécissent énormément en arrière, et correspondent en cela aux cellules de la bande médiane dorsale de l'*Oniscus*. Mais ici elles ne forment point saillie dans la lumière du canal; au contraire, leurs voisines les surplombent notablement, FIG. 53 et 54. En arrière, elles se réduisent à de très petites cellules enclavées entre les cellules ordinaires de l'intestin; ainsi, la coupe 54 de l'*Asellus* rappelle bien la coupe 26 de l'*Oniscus*.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil sur la ligne médiane ventrale, nous y distinguons aussi deux rangées de petites cellules, qui se maintiennent à peu près égales dans nos deux FIG. 53 et 54.

Toutes les autres cellules sont saillantes et larges, surtout les plus voisines de la ligne médiane dorsale. Elles présentent au fond la même structure protoplasmatique que celles de l'*Oniscus*; de fortes fibrilles de protoplasme les traversent de la même manière. Seulement on trouve presque constamment entre le noyau et la surface libre et bombée de la cellule une énorme boule d'une substance assez homogène. Nous croyons que cette boule correspond aux petites vacuoles de l'*Oniscus* et est, en dernière analyse, un produit de sécrétion.

Les noyaux de toutes ces cellules sont riches en nucléine et contiennent, en outre, de grands nucléoles. Le voisinage des boules que nous avons signalées déforme souvent les noyaux.

Comme chez l'*Oniscus*, la membrane cellulaire du côté de la cavité digestive est délicate, fine et sans plateau strié.

Chez l'*Idotea* les cellules sont plates, plus uniformément fibrillaires, et leurs dimensions sont moins fortes que chez les deux espèces déjà signalées.

Les *Gammarus* sont remarquables au point de vue de l'épithélium intestinal. Les FIG. 73 et suivantes montrent que les cellules sont petites et de forme prismatique. La hauteur de ces cellules varie beaucoup; elles sont très hautes dans le diverticule supérieur, plus basses dans le reste de l'intestin, très hautes encore dans les tubes parallèles.

Nous avons dit qu'elles absorbent fortement les matières colorantes.

L'anilocre présente peu d'intérêt à ce point de vue.

Quant aux bopyrides, nous avons fait remarquer la minceur de leur intestin et la petitesse de leurs cellules, FIG. 95, 96 et 97.

Enfin, rappelons, avant d'abandonner l'épithélium intestinal, le cas

de la *Vibila*. Les cellules glandulaires ne s'arrêtent point autour de l'orifice des glandes hépatiques ; elles s'avancent au contraire en envahissant en arrière la plus grande partie de l'intestin moyen. Ce sont des cellules cylindriques, plus ou moins élevées et présentant des vacuoles près de leur surface cuticulaire. Plus elles s'éloignent de la face antéro-inférieure de l'intestin, plus elles se modifient, pour établir ainsi toutes les transitions entre les grandes cellules hépatiques et les petites cellules cylindriques de l'intestin.

Nous n'entamons point l'étude cytologique fine des glandes annexes, dites « hépatiques ».

Ces organes ont fait l'objet d'études spéciales. WEBER, FRENZEL, CATTANEO, CLAUS se sont principalement occupés de cet objet. Toutefois, l'accord n'existe point entre les différents observateurs sur bien des questions ; plusieurs points essentiels sont encore à résoudre.

MAX WEBER avait distingué deux espèces de cellules dans l'épithélium sécrétant de ces glandes.

CLAUS, ROSENSTADT, GIARD et BONNIER, au contraire, n'en admettent qu'une seule espèce. CLAUS dit : « *so dass dieselben nur Extreme derselben Zellenart, keineswegs aber zweierlei Arten von Zellen bezeichnen.* ».

Nous inclinons à accepter l'opinion de WEBER, qui paraît la plus juste. Toutefois, nous n'entendons point entrer dans ce débat.

Musculature de l'intestin moyen.

Il est impossible d'étudier convenablement la disposition des fibres musculaires sans la débarrasser d'abord de l'épithélium.

Nous avons procédé comme il suit pour y arriver, sans jeter le désordre dans les fibres musculaires si délicates.

MODE OPÉRATOIRE. Après avoir ouvert l'intestin moyen d'un *Oniscus* par la face latérale, afin de respecter les intéressants détails des faces ventrales et dorsales, nous l'étendons sur une baguette de verre, en ayant soin d'appliquer la musculature contre la baguette, l'épithélium en dehors. Deux ligatures servent à fixer la pièce ainsi étalée. La baguette est alors plongée dans le sérum. Après 24 heures, nous brossons la face externe de la pièce sous un fin jet d'eau avec un pinceau très léger, jusqu'à ce que toutes les cellules épithéliales soient enlevées.

Par ce procédé, on peut ensuite fixer, colorer, décolorer autant qu'on le veut, en passant d'un liquide à un autre, sans risquer de déranger les fibres.

Quand on juge toutes les opérations achevées, on coupe les deux fils, et on étale avec soin l'intestin sur le porte-objets.

Après bien des essais, nous avons dû abandonner cette méthode pour l'*Asellus aquaticus*. L'intestin y est trop mince et trop altérable. Nous soumettons donc les *Asellus* à un jeûne de deux à trois jours; puis nous leur enlevons l'intestin vide. L'intestin frais est glissé directement sur un porte-objets humide, de manière à l'empêcher de se courber, puis aussitôt nous laissons couler une ou deux gouttes d'acide picrique sur l'objet ainsi étalé. Cette manipulation rapide suffit pour faire apparaître les fins rameaux musculaires sans les déranger le moins du monde.

C'est la partie pré-sphinctérienne de l'intestin moyen qui présente le plus d'intérêt à ce point de vue chez l'*Oniscus asellus*. Rappelons que nous y avons distingué deux régions, une antérieure élargie et une postérieure plus mince.

DESCRIPTION.

L'existence de deux espèces de fibres musculaires, les unes circulaires les autres longitudinales, a été constatée sur toute la longueur de l'intestin par tous les observateurs.

Fibres circulaires.

Disposition.

Un examen superficiel de l'intestin moyen permet de reconnaître que la portion antérieure possède une paroi beaucoup plus musculaire que la région moyenne du tronçon aminci pré-sphinctérien.

Ce n'est pas pourtant qu'elle possède un nombre plus grand de fibres circulaires sur un espace donné; mais la largeur de ces éléments y est beaucoup plus considérable. Ils y sont si larges qu'ils se touchent presque en certains endroits. Ils sont, au contraire, fort minces dans la région moyenne, ainsi qu'on le remarque dans la FIG. **20** qui reproduit une zone de la tunique musculaire prise à la limite des deux régions.

On suit aisément ces fibres sur toute leur longueur en ouvrant l'intestin par une incision latérale et en l'étalant sur un porte-objets. C'est une préparation de ce genre qui a servi de modèle à la FIG. **20**. Les deux bandes dépourvues de fibres longitudinales qu'on y remarque correspondent l'une à la face ventrale, l'autre à la face dorsale de l'intestin.

Remarquons d'abord que l'on n'aperçoit dans ces fibres aucune solution de continuité. Chaque bande musculaire parcourt donc sans s'interrompre toute la largeur de l'intestin étalé.

On peut donc se demander si l'on a devant soi autant d'anneaux complets, ouverts par le scalpel, qu'il y a de bandes sectionnées, ou bien une seule spirale ininterrompue qui contournerait tout l'intestin. Les deux hypothèses sont possibles. Dans celle des cercles complets, chaque fibre embryonnaire se serait soudée avec elle-même après avoir contourné l'intestin. Dans celle de la spirale, au contraire, chacune des fibres se serait unie par un de ses bouts à la fibre précédente, et par l'autre avec la fibre suivante. La solution de cette question présente de grandes difficultés. Cependant nous nous déclarons pour la première hypothèse. Elle paraît moins étrange que l'autre, car nous ne sachions pas qu'on ait décrit jusqu'ici un organe tubulaire muni d'une spirale musculaire continue.

Rapports des fibres entre elles.

Les rapports mutuels des fibres circulaires vont nous occuper quelque temps.

Nous avons dit que les fibres ne présentent pas de solution de continuité. Il y a plus : dans la région antérieure, on n'observe sur toute leur longueur aucune modification appréciable dans leur structure. Il n'en est plus de même dans la région moyenne. La FIG. 20 montre, en effet, que ces fibres portent, au niveau de la ligne médiane ventrale, une dilatation de forme losangique. Le faible grossissement auquel cette figure a été dessinée ne permettait de constater qu'une chose au sujet de ces dilatations : c'est qu'elles se touchent latéralement de fibre à fibre. Cependant quelques fibres minces situées à la limite des deux régions présentent des dilatations trop faibles pour se toucher, et certaines en sont même aussi dépourvues que celles de la région antérieure. Mais la FIG. 38 nous montre le détail de leur structure. On y reconnaît qu'à leur niveau les fibres ne subissent pas une simple dilatation; elles s'y divisent en un nombre variable de branches. Cette modification correspond sans doute au point de soudure des éléments embryonnaires, que leur disposition soit annulaire ou spiralée.

Ainsi donc, dans la région moyenne, les fibres sont unies entre elles par la rencontre et la fusion d'une série de courtes branches formant une espèce de patte d'oie; tandis que, dans la région antérieure, on n'observe ni

cette ramification, ni aucune modification de structure qui indique la limite entre deux cellules musculaires distinctes.

Les bras anastomotiques de la patte d'oie ont une structure variable : les uns sont nettement musculaires, les autres, au contraire, perdent ce caractère; ils ne présentent aucune apparence de striation transversale. Mais la striation longitudinale y est très marquée.

Il est évident qu'en ces points les fibrilles longitudinales s'épaississent beaucoup, tandis que les transversales se détruisent ou tout au moins s'atténuent au point de ne plus être discernables par les moyens ordinaires. En outre, les fibrilles longitudinales paraissent y subir une modification chimique : leur aspect, leur raideur, leur résistance aux agents dissolvants, nous permettent de les considérer comme partiellement chitinisés. Ces portions ressemblent fort par leur structure intime et par leur aspect à la partie terminale des fibres du corps qui s'attachent à la cuticule dermique; nous les appellerons donc *portions tendineuses* des fibres intestinales.

Mais, outre ces rapports de bout à bout, les fibres circulaires présentent encore des liens latéraux, des anastomoses réunissant entre elles les diverses bandes circulaires. La FIG. 38 montre en effet que certains rameaux de la patte d'oie, au lieu de se souder à l'extrémité musculaire qui lui fait face, se déjettent latéralement et se fusionnent avec un bras appartenant à la fibre voisine.

Ces moyens d'union ne paraissent pas exister dans la région antérieure. Cependant là, comme dans la région moyenne, les diverses bandes sont reliées les unes aux autres : il y existe une autre espèce de bras anastomotiques, représentés aussi dans la région moyenne. On pourrait appeler *anastomoses terminales* les premières, celles qui n'existent que dans la patte d'oie de la région moyenne, et *anastomoses latérales* celles dont nous allons dire un mot.

Ces anastomoses latérales sont en général des cordons possédant la structure musculaire, comme le corps des fibres elles-mêmes. Leur longueur varie énormément, depuis un diamètre égal à celui des fibres, jusqu'à celui d'un fil si mince qu'il ne peut comprendre qu'une ou deux fibrilles longitudinales, bien que les nodules transversaux y demeurent très visibles. Nos FIG. 36 et 37 en font voir de nombreuses variétés.

Ces bras d'anastomose latérale ne passent pas toujours d'une fibre donnée à la fibre immédiatement voisine. Ils sont souvent beaucoup plus longs que cela, et relient des fibres assez éloignées entre elles pour être séparées par trois ou quatre bandes musculaires, FIG. 36.

Les anastomoses latérales sont beaucoup plus nombreuses dans la région antérieure que dans la région moyenne. Elles y sont aussi beaucoup moins puissantes en général ; c'est dans cette région qu'on les trouve réduites à ces minces filaments striés dont nous venons de parler.

Fibres longitudinales.

La couche de fibres longitudinales est aussi plus puissante dans la région antérieure de l'intestin moyen que dans la région moyenne. Mais ici ce n'est plus le diamètre de chaque élément qui s'accroît, comme c'était le cas pour les fibres circulaires, c'est le nombre des éléments qui devient plus considérable. Ce fait se constate déjà dans la FIG. 20. Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, à propos de cette même figure, la tunique longitudinale présente une solution de continuité au niveau de la ligne médiane dorsale et de la ligne médiane ventrale. Celui de ces espaces dépourvus de fibres longitudinales, qui présente une forme ovalaire, correspond à l'extrémité spatulée de la crête dorsale.

Les fibres longitudinales ne sont pas très longues. Elles se terminent par une extrémité amincie qui se soude à une fibre voisine. Cette portion terminale est souvent tendineuse, FIG. 42 et 43.

Rapports des fibres entre elles.

Les fibres longitudinales présentent, aussi bien que les fibres circulaires, des *anastomoses latérales.*

La structure de ces bras anastomotiques est très variée et souvent fort intéressante.

Certains d'entre eux sont de simples cordons minces, d'aspect chitineux, parfois striés et semblables aux terminaisons tendineuses. D'autres, au contraire, sont formés de protoplasme granuleux, FIG. 43. On en voit qui sont entièrement musculaires ou, enfin, qui sont en partie musculaires et en partie protoplasmatiques. Ces derniers présentent des aspects très curieux. Ainsi, dans la FIG. 45, un filament, protoplasmatique à ses deux extrémités, devient musculaire dans sa partie moyenne. La FIG. 47 en montre un qui est divisé dans sa portion moyenne en une moitié protoplasmatique et une moitié musculaire qui se perd par ses deux extrémités dans un étalement de la moitié protoplasmatique. Le cordon musculaire est en partie séparé du cordon granuleux. Parfois ces bras se bifurquent, d'une façon toujours peu complexe, FIG. 43.

On remarque le plus souvent un noyau entouré de protoplasme aux deux extrémités des bras anastomotiques latéraux, FIG. **42**, **43**, **45**, **46**, **47**. Ces amas de protoplasme sont, avec les bras de même nature, les seuls restes du protoplasme non différentié de la cellule embryonnaire. On sait que les fibres musculaires du corps de la plupart des édriophthalmes, sinon de tous, présentent souvent une gaîne très considérable de protoplasme non différentié; ici la différentiation est plus complète, il n'y a plus que des restes de protoplasme.

Rapports des fibres circulaires avec les fibres longitudinales

Notre FIG. **41** montre que certains bras partant des fibres longitudinales s'unissent aux fibres circulaires. Ce sont en général des bras latéraux, rarement des bras terminaux. Ils présentent, comme les bras latéraux que nous venons de décrire, de nombreuses variétés de structure et de disposition, FIG. **41**. Le chiffre 41 dans la FIG. **20** indique un endroit où s'observaient plusieurs de ces anastosmoses.

L'*Asellus aquaticus* n'est pas moins remarquable que l'*Oniscus* au point de vue des fibres musculaires de son intestin. La tunique longitudinale y présente aussi les deux solutions de continuité que nous avons signalées dans l'espèce précédente, au niveau des lignes médianes dorsale et ventrale. Mais, contrairement à ce qui existe chez l'*Oniscus*, la région moyenne n'est pas moins riche en fibres que l'antérieure.

Nous n'avons pas étudié aussi en détail la musculature intestinale des autres espèces. Elle est souvent fort puissante.

REMARQUES.

1° GERSTÆCKER (1) admet que les fibres musculaires, circulaires et longitudinales forment en s'entrecroisant des mailles régulières circonscrivant la face adhérente des cellules épithéliales.

En fait, cette disposition s'observe souvent, surtout dans la région moyenne amincie, mais elle ne constitue pas une règle générale. Il suffit pour s'en assurer de jeter un regard sur la FIG. **19**, où se manifeste la disposition toute particulière et si régulière des cellules épithéliales.

(1) GERSTÆCKER : Bronn's Klassen.

Les fibres musculaires sont bien loin de suivre les belles lignes courbes sur lesquelles se disposent les cellules au voisinage de l'extrémité spatulée de la bande dorsale.

2° Des dispositions semblables à celles que nous avons signalées en étudiant les rapports des fibres musculaires entre elles ont été observées çà et là chez les insectes. VAN GEHUCHTEN (1) a signalé diverses variétés de bras anastomotiques chez la larve de la *Ptychoptera*. Mais nous ne pensons pas qu'on les ait décrites chez les crustacés.

Ces rapports directs des fibres d'une même tunique, ou même de tuniques différentes, sont fort intéressants. Sans nul doute ils ont une influence considérable sur le fonctionnement de l'organe. Qui sait si de semblables dispositions n'existent pas dans d'autres organes encore : cœurs, vaisseaux, etc., et si elles n'expliquent pas ces phénomènes de transmission de l'onde de contraction que l'on cherchait à expliquer par l'intervention des cellules nerveuses ganglionnaires.

REMARQUES ET CONCLUSIONS.

Les pages précédentes ne contiennent que l'exposé pur et simple des faits acquis par nos recherches. Il nous reste à comparer ces faits, à en faire la critique, à en tirer des conclusions.

C'est ce que nous allons essayer en prenant à part certains points particuliers, pour faire à leur sujet les observations dont nous avons cru bon de débarrasser la partie descriptive de ce mémoire.

Nous avons aussi à justifier notre façon de diviser le tube digestif des édriophthalmes normaux et des formes dégradées, ainsi que la terminologie que nous leur avons appliquée. Ceci nous sera plus facile après avoir jeté un rapide coup d'œil sur la structure de chacune des régions, dans chacune des espèces.

I.

Comparaison des divers segments du tube digestif.

1° INTESTIN ANTÉRIEUR.

Il se divise partout en deux segments : l'œsophage et la poche malaxatrice.

(1) VAN GEHUCHTEN : *Cellules musculaires striées ramifiées et anastomosées*; Sonder-Abdruck aus Verhandlungen der Anat. Gesellschaft auf der dritten Versammlung in Berlin; 10-12 Oktober 1889.

a) *L'œsophage.*

C'est un tube droit, à paroi munie d'une couche musculaire comprenant des fibres circulaires et des fibres longitudinales. Mais il possède partout aussi des fibres externes reliées à la paroi solide du corps. Il est long chez les bopyrides, surtout chez les femelles, puis viennent le *Gammarus*, les *oniscides*, l'*Idotea*, l'*Asellus*, la *Vibila*, l'*Anilocra*.

Partout il est garni d'une cuticule; celle-ci atteint son maximum d'épaisseur dans le groupe parasite des bopyrides.

b) *La poche malaxatrice.*

C'est chez les bopyrides femelles que la poche possède le volume le plus considérable, relativement aux autres parties du tube digestif. La comparaison à ce point de vue est assez difficile; cependant nous croyons pouvoir grouper nos espèces de la manière suivante :

Ione femelle.
Gyge femelle.
{ *Oniscides.*
{ *Armadillo et Idotea.*
Asellus.
Gammarus (longue).
Vibila.
Anilocra.
Ione mâle.
Gyge mâle.

Le tableau suivant établit en détail la comparaison des cinq pièces principales de la poche, au point de vue de leur structure :

PLAQUES.

1.	*Oniscus* *Porcellio* *Armadillo*	Pb_1	Pb_2a	Pb_2p	Pb_3
2.	*Anilocra*	Pb_1	Pb_2a	Pb_2p	Pb_3
3.	*Idotea*	Manque	Pb_2a (peigne)	Pb_2p	Pb_3
4.	*Asellus* *Gammarus*	Manque	Pb_2a (peigne)	Pb_2p (faible)	Pb_3
	Vibila	Manque	Manque	Pb_2p (faible)	Pb_3 (faible)
5.	*Bopyrides*	Pas de cuticule			

POILS.

1. *Gammarus.* Poils sur les 5 pièces et sur *pr*.
2. *Asellus.* Poils sur les 5 pièces et sur la lame recouvrante *lr*, moins développés sur S_2.
3. *Idotea.* Poils sur S_1, S_2, *pr*, et sur la pièce médiane supérieure.
4. *Oniscus.* / *Porcellio.* Poils sur S_1, traces sur *pr* et sur *lr*.
5. *Vibila.* Poils sur S_1, et aux extrémités de S_2 et S_3.
6. *Anilocre* et *Bopyrides.* Poils manquent.

CAVITÉS INTRACUTICULAIRES DE S_3.

1. *Gammarus.* Deux cavités superposées.
2. *Asellus.* Une cavité assez grande.
3. *Oniscus.* / *Porcellio.* / *Armadillo.* Une cavité généralement un peu moins grande.
4. *Anilocra.* Cavité relativement petite.
5. *Vibila.* Pas de cavité.

Il résulte de ces tableaux que ce sont les *Oniscus* et leurs proches parents qui sont le mieux fournis en plaques cuticulaires épaisses; vient ensuite l'*Anilocre*, puis l'*Idotea* qui n'en a que deux paires, le *Gammarus* qui en possède deux aussi, mais plus faibles, les *Vibila* qui en ont deux très faibles, enfin les bopyrides qui en sont dépourvus.

Les espèces terrestres sont donc les plus favorisées sous le rapport des plaques.

Les poils, au contraire, et les autres appendices : peignes, etc. sont plus développés chez les espèces aquatiques, si l'on en excepte les parasites, tels que l'*Anilocra* et les bopyrides qui en sont dépourvus.

Les cavités intracuticulaires sont plus accentuées chez ceux qui sont riches en poils que chez ceux qui sont mieux armés de plaques.

Mais, outre ces cinq pièces, la poche malaxatrice peut en contenir d'autres qui sont moins constantes : la lame recouvrante, la lamelle annulaire, les protubérances marginales et la dent, ou pièce médiane supérieure de l'*Idotea*.

La lame recouvrante paraît être l'apanage des isopodes, bien que certains d'entre eux, l'anilocre par exemple, en soient dépourvus.

Les *Oniscus*, les *Porcellio*, les *Armadillo*, l'*Asellus* en sont munis ; il en est de même de l'*Idotea*.

L'anilocre et les bopyrides en manquent.

Les gammarides en sont également dépourvus.

La lamelle annulaire prend un plus grand développement chez le *Gammarus* et la *Vibila*.

Parmi les isopodes, l'*Idotea* en possède une qui est presque aussi importante que celle du *Gammarus*. Chez les oniscides l'*Armadillo* et l'*Asellus*, elle cesse de faire saillie dans l'intestin moyen. Enfin, chez l'anilocre et les bopyrides, elle fait défaut.

Les protubérances marginales sont très développées chez le *Gammarus* ; elles le sont guère moins dans l'*Asellus*, quoique moins bien armées ; l'*Idotea* en possède encore d'assez fortes.

Chez les oniscides, elles ne sont représentées que par quelques faibles poils. Enfin, elles manquent chez la *Vibila*, l'anilocre et les bopyrides.

Quant à la pièce médiane supérieure, elle n'existe que chez l'*Idotea*.

Nous croyons que l'homologie que nous avons signalée entre les diverses pièces de même nom S_1, S_2, S_3, étudiées dans ces dernières espèces, est assez évidente pour qu'elle ne soit point contestée.

La lamelle annulaire pourrait peut-être donner lieu à quelques doutes. Nous avons considéré comme des organes homologues cette lamelle de l'*Oniscus* et le tube saillant dans l'intestin moyen des *Gammarus*. Cependant on pourrait, à la suite d'une étude incomplète, soutenir que ce tube représente plutôt la lame recouvrante qui se serait particulièrement développée et incurvée.

Voici quelques considérations qui nous paraissent appuyer solidement notre manière de voir à ce sujet.

La bande *la* représente, disons-nous, la lamelle annulaire de l'*Oniscus*.

Deux remarques établissent cette homologie.

a) Ces formations s'insèrent l'une comme l'autre en haut, au point d'union de l'intestin antérieur avec l'intestin moyen.

On pourrait objecter à cela que la lame recouvrante *lr* s'implante, elle aussi, très près de ce point, et que la bande du *Gammarus* pourrait bien représenter cette lame énormément développée.

b) Mais cette supposition n'est pas soutenable. La bande du *Gammarus* descend à droite et à gauche vers le plancher, et ses deux moitiés, après avoir gagné le plancher de la poche malaxatrice, se rapprochent et consti-

tuent, comme chez l'*Oniscus*, la fente longitudinale, c'est-à-dire les deux battants de la porte qui forme l'embouchure du système glandulaire.

c) L'étude de l'*Idotea* achève de confirmer notre interprétation. En effet, nous avons constaté dans cette espèce la coexistence de la lame recouvrante et d'une lamelle annulaire développée en cylindre fendu, *fn*, comme chez le *Gammarus*. Il n'est donc pas possible de soutenir que cette dernière représente morphologiquement la lame recouvrante des *Oniscus*.

Intérêt spécial de l'Idotea.

L'*Idotea* est un animal fort intéressant au point de vue de la comparaison qui nous occupe, à cause du caractère synthétique de sa structure. En ne tenant compte que des espèces que nous avons choisies, l'*Idotea* se place naturellement entre les isopodes et les amphipodes.

Il a la lamelle annulaire tubuliforme et rejetée en arrière des isopodes.

La suppression des plaques opposables, Pb_1 et Pb_2a, la présence des protubérances marginales, le développement des appendices cuticulaires, la forme de sa lamelle annulaire sont des caractères d'amphipodes.

Au contraire, la forme ramassée de sa poche malaxatrice, la présence de la lame recouvrante et la forme des plaques broyeuses postérieures sont des caractères d'isopodes.

Resterait à déterminer la signification de la pièce médiane, qui surgit sur la face supérieure de la poche malaxatrice à l'entrée de l'œsophage.

Nous n'avons jusqu'ici retrouvé cette pièce chez aucun édriophthalme, et nous devons pour le moment la considérer comme spéciale à l'*Idotea*. Cependant nous dirons un mot à son sujet dans le paragraphe suivant, à propos des décapodes.

Comparaison de la poche malaxatrice des édriophthalmes avec celle des décapodes.

Milne-Edwards, en se basant sur la description de Lereboullet, a cherché à comparer les pièces mobiles de l'estomac des décapodes avec celles des édriophthalmes. Il pense qu'il faut regarder la pièce supérieure décrite par Lereboullet comme l'homologue de la dent impaire supérieure des décapodes, et les pièces latérales comme les homologues de leurs dents latérales.

Or, remarquons que Lereboullet, bien qu'ayant entrevu les cinq pièces que nous considérons comme typiques, avait cependant une idée fort

défectueuse de leur forme, de leurs rapports, des espaces qui les séparent et, en général, de toute l'organisation de la poche malaxatrice. Rappelons qu'il admet que les pièces chitineuses du squelette externe de cette poche sont des parties des pièces internes, qui auraient ainsi une forme très compliquée. Quant à la dent supérieure qu'il signale, elle n'existe pas chez les oniscides; nos recherches l'ont prouvé. On ne peut donc penser à établir l'homologie de la dent supérieure des décapodes en comparant ces animaux à l'*Oniscus* seul.

Aussi, la manière dont Milne-Edwards cherche à fixer l'homologie des pièces mobiles dans les deux groupes de crustacés, nous a-t-elle semblé, pendant longtemps, inexplicable. Mais, après avoir examiné les dessins de Lereboullet, nous en sommes venu à penser que le savant de Strasbourg est parvenu à découvrir par la dissection la lame recouvrante, puisqu'elle est le seul appendice médian supérieur.

Ce serait donc elle qui, dans la comparaison faite par Milne-Edwards, représenterait la dent supérieure des décapodes.

L'étude que nous avons faite de la lame recouvrante suffirait à renverser l'homologie que l'on voudrait établir entre ce simple repli de l'épithélium et la dent impaire de l'écrevisse.

Mais l'*Idotea* fournit une donnée positive à ce sujet. Dans cette espèce, déjà si remarquable à d'autres points de vue, il apparaît sur la face supérieure, à l'entrée de l'œsophage, *une dent impaire médiane*, *coexistant avec la lame recouvrante*. C'est cette pièce *impaire médiane* que l'on peut rapprocher de la dent des décapodes. Or, elle n'existe pas chez les oniscides; ce n'est donc pas une des cinq pièces typiques de la poche malaxatrice des édriophthalmes, mais une pièce accessoire qui peut facilement faire défaut dans ce groupe.

Cependant, hâtons-nous de le dire, le moment n'est pas encore venu de chercher à établir d'une façon définitive l'homologie de toutes les pièces que contient la poche malaxatrice des crustacés en général. Il faudrait pour cela que l'on eut repris l'étude minutieuse de ces pièces dans tous les groupes, comme nous l'avons fait pour les édriophthalmes. Alors seulement, on pourra distinguer l'essentiel de l'accessoire, le primordial du secondaire.

En attendant ces données complètes, nous croyons avec Milne-Edwards qu'il y a lieu de comparer la poche malaxatrice des édriophthalmes à celle des décapodes; mais voici comment nous croyons devoir établir l'homologie de ses diverses pièces.

Avant tout, rappelons que nous attribuons une importance primordiale, dans le groupe des édriophthalmes, aux cinq pièces suivantes :

1° Les deux pièces latérales antérieures S_1.

2° Les deux pièces latérales moyennes S_2.

3° La pièce impaire *du plancher* S_3.

Alors, chez les décapodes, les pièces latérales dentées correspondraient à la crête supérieure dentée ou hispide de la pièce latérale antérieure (notre S_1s) des édriophthalmes.

Les lamelles latérales du plancher, de consistance assez molle chez l'écrevisse, représenteraient les lames moyennes S_2.

Enfin, la pièce impaire qui sépare ces deux pièces chez l'écrevisse ne serait autre que la pièce impaire S_3 du plancher des édriophthalmes.

La dent impaire supérieure des décapodes ne trouve pas son homologue parmi les pièces typiques des édriophthalmes; elle n'est pas représentée chez les oniscides. Mais elle est l'homologue de la pièce moyenne supérieure de l'*Idotea*, pièce accessoire qui coexiste avec la lame recouvrante.

La principale différence à signaler entre l'estomac de l'écrevisse et la poche malaxatrice des édriophthalmes, consiste dans l'absence d'opposition directe et manifeste entre les pièces *d'un même côté*.

Chez les édriophthalmes, il y a opposition entre toutes les pièces d'un même côté. Cette opposition est évidente entre S_1 et la face supérieure et inférieure et S_2; puis entre la face interne de S_2 et la face de S_3 qui appartient au même côté du corps.

Chez l'écrevisse, il y a opposition entre S_1s d'un côté et la même pièce de l'autre côté, mais non entre S_1 et S_2.

Mais, nous le répétons, pour ériger ces conclusions au rang de lois, il faudrait être en possession de données complètes au sujet des autres groupes.

Remarque sur la Vibila.

La pièce médiane impaire S_3 est modifiée chez la *Vibila*. Elle se subdivise sur la ligne médiane par une rainure qui, très profonde en avant, s'efface en arrière. L'exagération de cette modification pourrait faire croire à l'absence de S_3 dans certaines espèces : elle pourrait tout au moins rendre difficile la question de l'homologie. C'est le cas pour la *Phronima* (voir figure 30 de Claus, 1879). La *Vibila* nous présente donc un stade de transition qui nous permet de suivre l'homologie des reliefs très variés du plancher de la poche malaxatrice.

2° INTESTIN MOYEN.

Cette portion se divise nettement en trois parties chez les oniscides et l'armadille. Chez l'*Asellus*, la partie post-sphinctérienne se réduit déjà à une très courte région précédant le rectum. Enfin, chez le *Gammarus*, elle n'existe plus du tout, et le rectum confine au sphincter.

Chez les bopyrides, nous n'avons pas remarqué de division dans le tube à demiatrophié qui constitue l'intestin moyen.

Le sphincter. Nous avons dit que cet organe comprend un puissant anneau de fibres musculaires striées, et que l'on trouve sous lui la tunique de fibres longitudinales et enfin celle des fibres circulaires, comme dans les autres parties de l'intestin.

Le sphincter n'est donc pas simplement le produit d'un développement exagéré de la tunique circulaire; c'est un organe nouveau et surajouté.

Il ne faudrait cependant pas s'exagérer le caractère spécial de cet anneau extérieur. En effet, la disposition des fibres musculaires dans la tunique viscérale chez les arthropodes ne paraît pas soumise à des lois aussi fixes que chez les vertébrés. Tandis que, chez ces derniers, les fibres circulaires sont toujours en dedans et les longitudinales en dehors, chez les arthropodes le contraire peut s'observer. Nous trouvons de beaux exemples de cette inversion dans l'important mémoire de Balbiani sur le tube digestif des *Cryptops*. Dans l'œsophage du *Cryptops*, contrairement à ce qui se passe chez nos crustacés, il y a inversion des deux tuniques. Il y a plus : dans la même région du corps on voit parfois les fibres longitudinales et circulaires s'enchevêtrer. C'est le cas dans le *Cryptops*, et ce l'est aussi dans l'*Oniscus*, au voisinage du sphincter et dans le rectum. Ces faits ôtent de la valeur à la distinction nette des deux couches en interne et externe. Par suite, nous ne voudrions pas soutenir que l'anneau musculaire du sphincter doit dériver d'un rudiment mésodermique spécial, plutôt que se former en même temps que la tunique circulaire interne, bien que toutes les apparences plaident en faveur de la première hypothèse.

3° INTESTIN POSTÉRIEUR.

Cette partie se retrouve partout, et, comme l'œsophage, elle est reliée à la paroi du corps par des fibres affectant tantôt une disposition en séries bilatérales (*Oniscus*), tantôt en séries radiales. Elle possède en outre des faisceaux de muscles circulaires qui vont s'attacher par une de leurs extrémités à la cuticule dermique sur la ligne médiane dorsale, fig. 28.

II.

Division du tube digestif en régions

Le lecteur a pu remarquer que notre division du tube digestif en régions diffère de celles qu'ont adoptées plusieurs auteurs.

Ainsi Lereboullet, Schnitzler, Milne-Edwards et d'autres divisent l'intestin moyen des oniscides en deux régions seulement, et lui assignent comme limite postérieure le sphincter. Gerstæcker et Gegenbaur vont même plus loin; ils appellent déjà rectum ou intestin postérieur la partie moins large qui suit la portion large portant la bande dorsale.

Au-delà du sphincter, les auteurs ne distinguent plus qu'une seule partie, le rectum.

Enfin Gerstæcker considère le sac dilaté des bopyrides comme l'intestin moyen, et le tronçon suivant comme le rectum. Claus et Ziegler croient qu'il faut donner plus d'extension au terme intestin moyen.

Nous divisons l'intestin moyen des oniscides en trois parties, dont la dernière est séparée de la moyenne par le sphincter.

Au-delà du sphincter nous distinguons encore, chez les oniscides, deux parties : la région postérieure de l'intestin moyen et le rectum ou intestin postérieur, bien que dans d'autres espèces le sphincter puisse confiner directement au rectum.

Enfin nous considérons avec Cornalia, Panceri, Giard et Bonnier le sac dilaté des bopyrides comme l'homologue de la poche malaxatrice, et dans le tronçon suivant nous distinguons encore deux parties : l'intestin moyen étroit et le rectum dilaté.

L'accord est donc bien loin d'exister entre les zoologistes au sujet de cette division.

Quant à nous, nous pensons que dans une question d'homologie morphologique, comme celle-ci, il faut se baser sur la genèse des organes, sous peine de s'exposer à regarder comme morphologiquement homologues des parties qui n'ont entre elles qu'une analogie physiologique. Il faudrait donc commencer par distinguer dans le tube digestif les diverses parties qui ont une même origine embryonnaire, à savoir :

1) En parties qui dérivent du stomodæum;

2) Parties qui dérivent du proctodæum;

3) Parties qui dérivent de l'entoderme ou, comme on dit, des cellules vitellines.

Malheureusement, nous ne possédons pas encore d'une façon bien précise les données embryogéniques nécessaires, la genèse de l'intestin moyen étant encore imparfaitement comprise.

Toutefois, en se basant sur les recherches classiques de BOBRETZKY, de DOHRN et de NUSSBAUM, on doit admettre les faits suivants.

1° L'œsophage et l'estomac, c'est-à-dire l'intestin antérieur, dérivent du stomodæum, donc de l'ectoderme;

2° Le rectum dérive du proctodæum, c'est-à-dire qu'il est aussi d'origine ectodermique;

3° Quant aux glandes digestives et à l'intestin moyen, ils doivent leur origine à l'entoderme.

Ce troisième fait n'est point en harmonie avec les affirmations de BOBRETZKY et de NUSSBAUM dans ses premières recherches.

Ces auteurs n'admettaient comme entodermique qu'une toute petite portion de l'intestin moyen, celle qui environne l'embouchure des glandes hépatiques ou digestives. L'opinion de BOBRETZKY était devenue classique et fut admise comme telle jusqu'en ces dernières années (CLAUS, 1887 pour l'*Oniscus*). Cependant les observations de BOBRETZKY étaient insuffisantes pour appuyer sa manière de voir. En effet, ce savant fait appel à deux figures. La première représente le stade où deux légères invaginations de l'ectoderme commencent à se former en avant et en arrière. La seconde, universellement reproduite par les auteurs classiques, nous transporte directement à un stade beaucoup trop avancé : tout le tractus intestinal est formé, sauf que le stomodæum n'est pas encore perforé. Cette figure nous fait connaître le niveau de l'union de l'intestin moyen avec le stomodæum. Mais à quel niveau le proctodæum s'ouvre-t-il dans l'intestin moyen? Les figures de BOBRETZKY ne nous l'enseignent pas.

NUSSBAUM avait confirmé assez laconiquement les vues de BOBRETZKY.

Mais, depuis peu d'années, plusieurs travaux ont combattu l'opinion qui fait de l'intestin moyen des édriophthalmes un dérivé ectodermique.

REINHARDT, en 1887, porte spécialement son attention sur la longueur de la portion entodermique de l'intestin moyen, et il affirme que cette portion est à un certain moment plus longue que les glandes hépatiques elles-mêmes. Cette délimitation un peu vague fut précisée en partie par les travaux des dames russes PEREYASLAWZEWA et ROSSIISKAYA. Ces auteurs ont étudié les amphipodes possédant des tubes, dits « de MALPIGHI », entre autres le *Gammarus*. A l'aide de coupes faites à tous les stades du développement,

elles montrent que les tubes parallèles forment une dépendance de la portion *entodermique* de l'intestin.

Nussbaum aussi affirme aujourd'hui que chez l'*Oniscus asellus* une grande partie de l'intestin moyen est d'origine entodermique. Nous pouvons donc en toute sûreté considérer comme intestin moyen toute la portion qui s'étend depuis les glandes hépatiques jusqu'au sphincter.

Mais les données embryologiques nous manquent pour le sphincter et la partie post-sphinctérienne, qui étaient, du reste, assez mal connus jusqu'ici au point de vue anatomique.

En l'absence d'indications embryogéniques entièrement satisfaisantes, nous avons cherché dans la structure histologique des organes formés des caractères propres à nous révéler leur origine. Nous en avons trouvé qui, sans être absolument probants, nous paraissent pourtant d'une certaine valeur.

En étudiant d'abord à ce point de vue l'intestin antérieur, c'est-à-dire la portion que tous les embryologistes regardent comme dérivant du stomodæum et comme comprenant l'œsophage et l'estomac broyeur ou poche malaxatrice, nous avons remarqué que ce premier segment se différenciait du segment suivant, issu selon toute probabilité de l'entoderme, par deux caractères principaux :

1° L'épithélium de cette portion est tout différent de celui de l'intestin moyen ;

2° Des fibres musculaires en relient les deux sous-régions à la paroi du corps, tandis que l'intestin moyen ne présente pas ce caractère.

Nous sommes loin de considérer ces deux particularités comme constituant le critérium de la délimitation des parties ectodermiques d'avec les parties d'origine entodermique.

Nous sommes loin aussi de soutenir d'ailleurs que ces parties se délimitent toujours rigoureusement chez l'adulte, sans présenter une zone mixte ou de transition. Mais, à défaut de données embryologiques, nous pensons que ces caractères histologiques peuvent fournir un guide assez sûr.

Appliquant donc à la partie postérieure du tube digestif les données fournies par l'étude histologique de l'intestin antérieur dérivant de l'ectoderme, nous croyons pouvoir assigner, jusqu'à preuve du contraire, une origine proctodæale ou ectodermique à la partie qui : *a*) présente un épithélium différent de celui de l'intestin moyen et semblable à celui de l'intestin antérieur, et *b*) est reliée à la paroi du corps par des fibres musculaires.

Nous appelons cette partie le rectum ou l'intestin postérieur. Cela étant posé, nous devons comprendre dans l'intestin moyen tout ce qui se trouve au-devant de l'intestin postérieur ainsi délimité.

L'intestin moyen comprendra donc :

Chez l'*Oniscus*, le *Porcellio*, l'*Armadillo* :

Tout ce qui derrière la poche malaxatrice précède le sphincter, plus le sphincter lui-même et la petite partie post-sphinctérienne qui est dilatée et couverte de cellules semblables à l'épithélium de l'intestin moyen.

Chez l'*Asellus* :

Tout ce qui précède le sphincter, le sphincter lui-même et une partie, plus courte que chez l'*Oniscus*, qui suit cet anneau musculaire.

Chez le *Gammarus* et la *Vibila* :

Tout ce qui précède le sphincter et le sphincter lui-même auquel le rectum confine directement, la partie post-sphinctérienne étant supprimée totalement.

Enfin, chez l'anilocre et les bopyrides, tout ce qui précède la partie dilatée voisine de l'anus.

On pourrait nous faire une objection. La partie post-sphinctérienne paraît être un réservoir d'excréments; elle serait donc un rectum ou tout au moins un intestin postérieur. Cette objection est d'ordre physiologique, et, comme nous nous plaçons ici au point de vue purement morphologique, elle ne peut rien contre notre manière de voir. Du reste, elle rappelle trop la tendance des anciens zoologistes à vouloir retrouver chez tous les êtres les parties signalées par l'anatomie descriptive de l'homme, et à vouloir baser leur terminologie sur la terminologie empirique de cette ancienne branche de la biologie.

En résumé, nous croyons notre division mieux fondée que d'autres au point de vue morphologique. C'est à l'embryologie que nous demandons la solution définitive du problème.

Au sujet des bopyrides, nous croyons être dans le vrai en regardant comme l'homologue de la poche malaxatrice la partie la plus dilatée de leur tube digestif, contrairement à Gerstaecker qui veut y voir l'intestin moyen, et considère comme un rectum le tube mince qui lui fait suite.

En effet, cette poche, comme la poche malaxatrice, en général, est reliée à la paroi du corps par des muscles. En outre, les glandes annexes ou hépatiques *débouchent derrière elle* dans une légère dilatation de l'intestin tubulaire. Si le sac représentait l'intestin moyen des oniscides, ces glandes devraient déboucher au contraire *dans sa portion antérieure*.

III.

Terminologie.

Nous avons fait usage dans ce mémoire de certains termes qui diffèrent de ceux que les auteurs ont appliqués aux diverses parties du tube digestif des édriophthalmes.

Ainsi, le deuxième segment de l'intestin antérieur porte dans ces pages le nom de poche malaxatrice. En effet, comme nous le verrons bientôt, nous sommes d'accord avec PLATEAU pour refuser à cette poche, envisagée chez tous les édriophthalmes, le rôle que semblent lui attribuer les dénominations d'estomac, de gésier, d'estomac broyeur ou d'estomac masticateur qui lui ont été attribuées jusqu'ici. Nous ne pouvions donc employer aucune de ces dénominations.

Nous avons choisi le terme *poche malaxatrice*, parce qu'il nous paraît de nature à rappeler une fonction qu'il exerce dans le plus grand nombre des édriophthalmes, et même des crustacés en général.

Nous reviendrons bientôt sur ce point.

Nous n'attribuons pas à la dénomination assignée aux diverses pièces de la poche malaxatrice une importance trop grande; leur nomenclature est basée sur leur position, rien de plus. Si leur étude était faite d'une façon complète dans tous les groupes des crustacés, on ferait peut-être bien de chercher des termes simples rappelant la valeur et l'homologie de chacune d'elle.

Les termes *lamelle annulaire* et *lame recourrante* ont été donnés par nous à des productions dont il n'est pas fait mention dans les travaux de nos devanciers.

Enfin, nous avons préféré au terme *tubes de Malpighi*, celui de *tubes parallèles* pour désigner les deux canaux qui débouchent dans la partie postérieure de l'intestin moyen des *Gammarus*, parce qu'il ne préjuge pas la signification morphologique de ces organes.

IV.

Remarques physiologiques.

Exposons rapidement quelques considérations physiologiques qui découlent de nos observations anatomiques, et aussi de quelques expériences entreprises sur les isopodes.

1° *L'œsophage.*

La structure de la paroi de ce tube nous force à admettre qu'il est susceptible de mouvements péristaltiques; on y trouve, en effet, des fibres longitudinales et des fibres circulaires.

Nous savons, en outre, qu'il existe dans les onisciles des fibres insérées sur la cuticule dermique rigide, et rattachées d'autre part aux parois latérales de l'œsophage. On se demande quelle peut être l'action de ces fibres?

Si chacune tire de son côté, il est clair que le diamètre du canal sera agrandi transversalement, tandis que son diamètre vertical sera diminué, et sa lumière pourra se trouver réduite à une simple fente.

Il semble donc qu'elles sont plutôt constrictives et adjuvantes des fibres circulaires.

Ce ne sont donc pas des fibres dilatatrices, mais bien des éléments qui aident, en la modifiant, l'action des fibres circulaires.

Il ne faut pas oublier que leur direction étant oblique en avant et en dehors, elles tirent sur le tube digestif de manière à rapprocher la poche malaxatrice, ou du moins sa partie antérieure, de l'orifice buccal.

2° *La poche malaxatrice.*

Le rôle de cet organe chez les arthropodes en général est une grosse question, qui a fait l'objet des travaux de divers savants depuis quelques années.

Rappelons que, suivant Plateau, on s'est exagéré, faute d'avoir observé rigoureusement, le rôle d'organe masticateur qui peut lui revenir dans certains crustacés. Ses expériences sur le crabe lui ont démontré d'une façon péremptoire que le rôle triturant ou masticateur des pièces stomacales est très faible. La même conclusion ressort de ses recherches sur le gésier des insectes et des *Cryptops*.

Les observations de Balbiani sur le *Cryptops* confirment les vues de Plateau. Weismann, dans un mémoire bien connu sur la larve du *Corethra*, fournit un nouvel appui à cette manière de voir. Miall et d'autres se rallient à l'opinion de Plateau. On le voit, la réaction a été complète. Après avoir admis, sur de simples apparences, il est vrai, la fonction masticatrice de cet organe, les zoologistes sont portés à lui attribuer avec Plateau une fonction différente : celle d'un simple grillage ou d'un filtre retenant les aliments dans

la portion antérieure du tube digestif, au moins pendant quelque temps, tout en permettant aux liquides digestifs élaborés dans l'intestin moyen et ses annexes de remonter dans ce lieu de dépôt et d'y exercer leur action sur les substances avalées. On est donc aujourd'hui enclin à admettre avec le savant de Gand que le prétendu estomac broyeur n'est point un organe broyeur, auxiliaire des pièces de la bouche.

Disons cependant que jusqu'ici ni PLATEAU, ni aucun autre auteur, à notre connaissance, n'a soutenu que l'action triturante des pièces de cette partie de l'intestin est absolument nulle partout, et qu'il n'existe aucune espèce où elle serait au contraire assez importante.

Tel est, pensons-nous, l'état actuel de la question.

Dans ces conditions, il nous parait utile de consigner ici certaines remarques ressortant de nos observations et de nos expériences, et qui sont de nature, peut-être, à jeter quelque lumière sur le rôle de la poche malaxatrice des édriophthalmes.

Selon nous, cet organe a sur les aliments une action mécanique assez importante, quoique de nature et d'intensité variables suivant les espèces.

Elle varie suivant la structure de l'organe, suivant la forme, la puissance et la disposition des diverses pièces qui arment ses parois,

Rappelons que ces pièces peuvent se ranger en deux groupes : les plaques cuticulaires épaissies, *Pb*, et les appendices aigus, poils, piquants ou crocs. Rappelons aussi que les diverses espèces sont plus ou moins bien armées de l'une ou de l'autre de ces pièces.

Quel est le rôle des unes et des autres?

1° Rôle des plaques.

A notre avis, ce rôle n'est pas douteux. Les plaques compriment entre elles les substances avalées, en les brisant plus ou moins. Voici nos preuves :

D'abord, nous trouvons dans les oniscides des appareils tout particuliers : des plaques rayées de côtes saillantes, mues par des muscles et se faisant face exactement. Telles sont : la plaque inférieure de la pièce latérale antérieure, S_1 et la plaque supérieure ou antérieure de la pièce latérale moyenne, S_2.

Ces deux plaques constituent de chaque côté de la poche un couple capable de mordre les aliments au passage, et de les comprimer plus ou moins entre elles, FIG. 11. En utilisant la notation donnée dans nos planches à ces pièces, on désignera ce couple latéral antérieur par la formule $\frac{Pb_1}{Pb_2a}$.

Il y a un de ces couples à droite et un semblable à gauche, à l'entrée de la poche. Un second couple du même genre s'observe sur le plancher, de chaque côté de la pièce impaire S_3. Il est formé de la plaque Pb_2p qui arme la face interne des pièces S_2 agissant contre celle de la face externe de la pièce médiane S_3, qui est située juste en face et qui présente une cavité intracuticulaire. Cette plaque est rugueuse; tandis que la première est sillonnée de raies saillantes et à peu près verticales. La notation de ce couple est Pb_2p et Pb_3.

Ces quatre couples de plaques se faisant face sont mus par des muscles. Nous n'avons malheureusement pas acquis la notion précise des insertions et de la direction de chacun d'eux. De plus, ainsi que nous l'avons dit, si nous possédions ces notions précises, il ne nous serait guère possible de calculer le mouvement qu'imprimerait à chaque pièce la résultante de l'action combinée de ces diverses et multiples fibres; nous devrions encore savoir quels sont les groupes qui se contractent simultanément et ceux qui agissent successivement.

Cependant, le fait de la présence de muscles propres à ces pièces nous permet à lui seul de conclure qu'elles sont animées de mouvements propres. En outre, il en est dont les muscles ont une position indiquant que les plaques agissent l'une sur l'autre *par frottement*, c'est-à-dire en se déplaçant l'une par rapport à l'autre parallèlement à leur surface; c'est ce dont le lecteur pourra s'assurer en examinant ceux de ces muscles qui sont figurés dans nos planches.

Considérons-en quelques exemples.

La direction du mouvement de la pièce S_1 paraît indiquée par la direction des piquants qu'elle porte et qui semblent destinés à saisir les aliments qui s'engageraient entre ces pièces et à les pousser vers l'intérieur de la poche. La plaque qui arme la face inférieure de cette pièce, FIG. 8, subirait donc un mouvement de rotation. Mais si l'on passe à la FIG. 11, on remarquera que cette même pièce est encore influencée par d'autres muscles, directement ou indirectement. Ainsi, les faisceaux, visibles sur les côtés et rattachant la pièce à l'arc chitineux transversal, paraissent devoir abaisser la pièce et sa plaque Pb vers la plaque Pb_2a. Mais, comme ces fibres sont obliques de bas en haut et d'arrière en avant, elles doivent aussi tirer les pièces latérales antérieures S_1 vers l'arrière. On voit que le mouvement de la plaque Pb_1 se complique déjà, et bien d'autres fibres l'influencent encore.

D'autre part, la plaque inférieure de ce couple $\frac{Pb_1}{Pb_2a}$ se meut, grâce à des muscles propres, visibles en dessous d'elle dans la FIG. **11**, qui doivent la tirer dans un sens oblique et plus ou moins longitudinal.

Certains muscles supérieurs de la pièce S_2 tout en dilatant la poche malaxatrice pourraient bien servir à relever S_1, quand l'action des muscles abaisseurs et frotteurs vient à cesser. Et les muscles qui, dans la FIG. **11**, relient S_2 à la barre chitineuse transversale pourraient bien abaisser en même temps ces pièces latérales moyennes.

On entrevoit donc la probabilité de mouvements d'éloignement et de rapprochement alternatifs, en même temps que des mouvements de translation pour ces pièces, qui agiraient alors comme une meule sur les particules alimentaires introduites entre elles. On peut faire des remarques semblables au sujet du couple $\frac{Pb_2p}{Pb_3}$.

En effet, S_2 et par conséquent la plaque Pb_3 aussi bien que la plaque Pb_1 est mue, entre autres, par des muscles que nous venons d'indiquer dans la FIG. **11**.

D'un autre côté, la pièce médiane S_3 est, sans nul doute, animée tout entière d'un mouvement de translation longitudinale par le curieux appareil musculaire crucial qui s'insère à son sommet, FIG. **3**.

D'autres muscles agissent encore sur elle, et il est certain que ses plaques latérales Pb_3 doivent glisser alternativement d'avant en arrière vis-à-vis des plaques Pb_2p qui leur font face.

Notons aussi que certains muscles longitudinaux, propres à la pièce S_2 et visibles dans les FIG. **12** et **13**, doivent encore avoir pour effet de rapprocher S_2 de S_3, et, par suite, d'appliquer la plaque interne Pb_2p contre Pb_3. Des muscles circulaires entourant la poche et partiellement représentés dans la FIG. **13** concourent au même résultat.

Les particules introduites dans le sillon B de la FIG. **2** se trouveraient donc encore pressées entre Pb_2p et Pb_3 et soumises à une action semblable à celle d'un couple de meules.

D'ailleurs nous avons constaté la pénétration des particules entre les plaques.

Nous nous demandons en vain quelle pourrait être la signification d'organes disposés et construits comme les pièces de la poche malaxatrice, si ce n'est celle que nous leur attribuons, c'est-à-dire le rôle de pièces agissant

mécaniquement sur les aliments, le rôle de pièces broyeuses, en un mot. C'est pourquoi nous donnons à leurs plaques cuticulaires le nom de plaques broyeuses et la notation *Pb* dans nos planches.

Il nous reste à rechercher qu'elle est l'intensité de cette action triturante. Est-elle puissante ou faible?

Nous avons fait quelques recherches en vue de nous instruire à ce sujet, et nous en sommes arrivé à penser qu'elle est assez faible.

Tout d'abord nous avons examiné le contenu de l'intestin moyen des oniscides.

On y trouve des débris de toute espèce : grains de sable, algues, tissus végétaux, fragments d'insectes, matières indéterminées.

Il est impossible par l'examen de ce chaos de mesurer l'action de la poche malaxatrice.

Un jour cependant nous rencontrâmes un *Oniscus asellus* dont l'intestin était rempli de particules d'un parenchyme végétal très uniforme, selon toute apparence d'un parenchyme foliaire. Leur couleur brune nous fit penser qu'elles provenaient de quelques feuilles mortes qui traînaient dans le bocal où nos animaux étaient tenus captifs. Toutes ces particules avaient la même forme un peu allongée, et paraissaient être autant de bouchées enlevées par les pièces buccales. Nous tirâmes de ces observations la conclusion que les pièces de la poche malaxatrice sont incapables d'émietter un parenchyme de feuille sèche, d'en briser les cellules, ou d'en dissocier le tissu.

Dans une autre expérience, nous avons recherché, comme Plateau l'a fait pour les blattes, si la poche malaxatrice a une action quelconque sur les grains de fécule. Nous avons choisi la fécule de pomme de terre comme étant celle qui possède les plus gros grains, au moins parmi les fécules ordinaires, et nous en avons nourri exclusivement des *Oniscus asellus* maintenus dans une atmosphère oxygénée et humide, comme nous l'avons indiqué au début de ce mémoire. Les animaux avaient été soumis préalablement à une diète absolue de cinq jours. Absolue, c'est peut-être trop dire; car l'un d'eux, sacrifié le cinquième jour, avait son intestin aussi garni que d'ordinaire, mais son contenu était blanc grisâtre et il se montra au microscope composé exclusivement de grains de silice. C'étaient des grains de sable ramassés un à un contre la paroi du vase de terre qui avait contenu précédemment du sable pur. Ce fait démontre la gloutonnerie avec laquelle ces animaux avalent tout ce qui est avalable quand ils sont poussés par la

faim. Les autres individus reçurent de la fécule de pomme de terre. Dès le lendemain, les excréments, tout à fait blancs, étaient entièrement formés de fécule. Nous examinâmes alors comparativement la fécule non mangée et les excréments en les traitant de la même façon par l'iode et une solution glycérinée. Les préparations faites avec les excréments contenaient de la fécule presque pure, mais un grand nombre de grains étaient brisés, un grand nombre d'éclats s'y voyaient à côté de grains inaltérés. Les préparations de fécule non mangée ne contenaient au contraire que des grains intacts. La différence était remarquable.

Les pièces de la poche malaxatrice sont donc capables de briser plus ou moins des corps durs, comme des grains de fécule de pomme de terre, etc.

En effet, nous ne pensons pas que les grains brisés l'aient été par les pièces buccales, la forme aiguë des pièces devant leur donner peu de prise sur un grain ovoïde de fécule. Du reste, elles avaient laissé passer dans la première expérience des bouchées de parenchyme bien plus volumineuses que les grains de fécule. C'est sans doute à leur élasticité que les débris de feuille sèche devaient d'avoir apparemment résisté à l'action broyante de la poche.

2° Rôle des appendices aigus, poils, piquants ou crocs.

Ce rôle est évidemment différent de celui des plaques. On peut admettre qu'il est multiple et variable suivant la forme et la disposition des pièces.

Les crochets, placés généralement en avant, servent sans doute à saisir les aliments à l'entrée de l'œsophage et à les pousser vers l'arrière, FIG. 8.

Les poils raides et piquants paraissent dans beaucoup de cas jouer le même rôle, mais on peut leur attribuer aussi la fonction de percer, de remuer, de triturer la masse alimentaire pour y faire pénétrer les liquides digestifs.

Ces notions sur la fonction des plaques et des poils étant posées, on peut, en se basant sur le tableau que nous avons dressé des pièces de la cavité malaxatrice, grouper comme il suit les espèces décrites.

Les *Oniscus* sont principalement broyeurs; il en est de même des *Porcellio* et des *Armadillo*.

Ensuite vient l'*Asellus* qui est un peu plus riche en poils et, peut-être, un peu plus faible en plaques.

L'*Idotea* manque déjà du couple antérieur, Pb_2 et Pb_2a, et est plus riche en poils.

Suivent les *Gammarus*, plus riches en poils et ne possédant qu'un couple postérieur, Pb_2p et Pb_3p de plaques assez faibles.

Enfin l'*Anilocra* et la *Vibila* sont munis de deux couples paraissant plus faibles encore.

Quant aux *bopyrides*, on sait qu'ils n'ont ni poils, ni plaques, ni même de cuticule.

Il résulte de cet aperçu que le deuxième segment de l'intestin antérieur ne fonctionne pas même d'une façon identique chez tous les édriophthalmes.

Il n'est uniquement broyeur que chez les *Oniscus*, les *Porcellio*, les *Armadillo*.

Chez l'*Asellus*, l'*Idotea* et le *Gammarus* les plaques s'affaiblissent et il surgit des pointes capables seulement de brasser la masse alimentaire, de la remuer, d'y faire pénétrer les liquides digestifs, en un mot de la *malaxer* avec les sucs venus des glandes.

Car le liquide des glandes digestives pénètre dans la poche malaxatrice. Nous avons vu que partout, même chez les *Gammarus*, la fente médiane limitée par les bords de la lamelle annulaire constitue une issue facile vers l'avant pour les liquides venus de ces glandes.

Dans les *Oniscus* cette pénétration est plus évidente encore, car le fond de la poche malaxatrice y est nettement placé plus bas que l'intestin moyen (1).

Remarquons que se sont les gouttières comprises dans les couples postérieurs Pb_2p et Pb_3 qui se montrent les plus constantes, elles existent encore chez les *Gammarus*. Or, c'est précisément dans ces gouttières que s'écoule directement le liquide digestif déversé par les glandes.

Les aliments subissent donc dans la poche des actions mécaniques diverses qui toutes paraissent avoir pour but de faciliter le contact entre les aliments et les liquides digestifs soit en les broyant plus ou moins, soit en les brassant et les remuant dans des espaces où ces liquides peuvent et doivent arriver.

En résumé, plaques et pointes servent à malaxer les aliments plus ou moins énergiquement avec les liquides digestifs, et voilà pourquoi nous avons donné à l'organe qui les contient le nom de poche malaxatrice.

(1) Rappelons ici que l'arrière-poche est munie de muscles qui, en se contractant, pourraient bien exprimer vers la poche malaxatrice la petite quantité de liquide qui peut s'y accumuler.

Que les plaques dites broyeuses, les pointes ou les crochets des édriophthalmes, les dents ou pièces quelconques des décapodes et d'autres crustacés ou insectes aient ou non pour effet de diviser plus ou moins les aliments, elles ont, selon nous, celui d'y faire pénétrer les sucs digestifs en les malaxant avec eux. Cette fonction est commune à tous ces appareils solides internes, et ceux qui paraissent jouer exclusivement le rôle d'un filtre, comme il paraît que c'est le cas chez la larve de *Corethra* et d'autres arthropodes, semblent devoir constituer des exceptions.

Le terme, *poche malaxatrice*, paraît donc convenir à la généralité des cas, il n'implique qu'une fonction très générale qui doit s'exercer partout où les pièces sont munies de muscles moteurs (1). Il n'exclut nullement, d'ailleurs, les fonctions spéciales du broiement, de la mastication ou d'autres modes de division des aliments qui accompagneraient la malaxation, et pourraient faire attribuer à juste titre à la poche de certains êtres en particulier les dénominations de gésier, d'estomac broyeur ou masticateur, etc.

Terminons par quelques observations.

1° On pourrait nous objecter que les plaques cuticulaires ne servent guère, puisque chez l'anilocre, où elles sont bien caractérisées, elles ne peuvent avoir aucune action; en effet, cet animal parasite se nourrit uniquement des liquides qu'il extrait du corps de son hôte.

Nous ne voudrions pas prétendre que ces plaques sont capables de broyer les globules du sang de poisson.

Mais il peut se former des caillots dans leur poche malaxatrice et, dès lors, leurs plaques munies de côtes saillantes ont leur raison d'être; elles brisent ces caillots, pour les malaxer avec les sucs digestifs.

2° Nous conservons à la grande dilatation du tube digestif des bopyrides le nom de poche malaxatrice parce que, ainsi que nous l'avons montré, ce terme exprime les homologies réelles de cet organe.

Néanmoins, nous admettons que cette poche dans ces curieux parasites change de fonction. Sans aucun doute, elle est malaxatrice dans une certaine mesure, puisqu'elle est munie de muscles et de saillies internes, surtout chez les femelles, mais elle sert à d'autres usages.

---

(1) Nous n'oserions pas soutenir que les pièces chitineuses du *Cryptops*, étudiées par Plateau et Balbiani, aient une action malaxatrice, car ces auteurs ne leur décrivent point de muscles moteurs propres.

En tout cas, nous préférons l'adoption pour ces pièces du terme : appareil valvulaire, proposé par Plateau à la conservation du terme impropre de gésier que Balbiani continue à leur appliquer, tout en admettant qu'elles agissent simplement comme un grillage.

1° Il se peut que, même chez les oniscides, l'action de certains muscles sur la paroi de la poche ait pour effet de la dilater, et d'exercer ainsi sur l'œsophage une certaine succion. Mais cette fonction est certainement exagérée à un haut degré chez les bopyrides, où de très nombreux muscles rayonnent de tous les points de la paroi de la poche vers les parties solides voisines.

2° De plus, la disparition de la cuticule dans la poche malaxatrice de ces parasites indique que l'*absorption* y est active, et cela d'autant plus que l'intestin moyen est trop réduit pour pouvoir remplir cette fonction avec assez d'activité.

La poche malaxatrice des bopyrides mériterait donc la dénomination d'*estomac suceur*, dans le vrai sens du mot.

3° L'usage de la lame recouvrante, *lr*, est assez énigmatique, on ne peut faire à son sujet que des hypothèses.

Chez les oniscides et leurs alliés, on peut se demander si elle n'a pas pour fonction de protéger le délicat épithélium médio-intestinal, qui forme la voûte de la poche malaxatrice, contre l'action des pièces de l'appareil du plancher S_2 et S_3. Elle pourrait, en particulier, en agissant de concert avec la lamelle annulaire, empêcher chez ces êtres les pièces S_2 de mordre les bords de la bande dorsale saillante.

Cette hypothèse assez séduisante serait admise sans difficulté si, au lieu de comparer les espèces, on n'étudiait que l'*Oniscus* ou un animal voisin.

Chez l'*Asellus*, on pourrait même ajouter qu'elle protège la voûte contre l'action des piquants portés par S_3, car elle est pourvue d'une cuticule solide, quoique mince, tandis que la voûte n'en possède pas.

Mais quel est son rôle dans l'*Idotea*, où elle coexiste avec la lamelle annulaire et où l'épithélium de la voûte ne parait plus aussi délicat et ne présente rien qui rappelle la lame dorsale?

Il y a peut-être là matière à recherches.

Le rôle de la lamelle annulaire aussi devrait être étudié comparativement chez les isopodes et les amphipodes.

3° *Intestin moyen.*

Il est évident que cette partie, sauf chez les bopyrides, est chargée spécialement de l'absorption.

On doit admettre que l'action des liquides digestifs ne fait que commencer dans la poche malaxatrice; en effet, les aliments n'y séjournent que

peu de temps, car chez les oniscides elle est plus souvent vide que remplie. C'est donc surtout dans l'intestin moyen que s'opère la dissolution des substances absorbables. Cependant la poche est très souvent remplie chez le *Gammarus*, mais la présence d'une forte cuticule nous empêche d'y admettre une absorption très active.

Chez les oniscides, c'est surtout la portion antérieure de l'intestin moyen qui fonctionne activement, comme le prouve son calibre et la puissance de sa tunique musculaire.

Nous n'avons recueilli aucune donnée positive au sujet de la fonction de la bande dorsale. On peut dire sans hérésie que cette production augmente la surface d'absorption de l'intestin; nous avons constaté, en effet, que les aliments — au moins la partie la mieux triturée — pénètrent dans les deux rainures qui longent la bande.

Si l'on ajoute à cela le voisinage immédiat de cavités où le sang circule, condition éminemment favorable à l'absorption, cette hypothèse devient très plausible.

Ce-qui démontre, du reste, que les aliments subissent dans cette partie une absorption très active, c'est qu'on les y trouve manifestement moins aqueux que dans la seconde partie de l'intestin.

Max Weber, en signalant une production semblable dans le *Glyptonotus sabini*, lui attribue aussi un rôle dans l'absorption.

Le sphincter a sans doute pour rôle de rendre intermittente l'évacuation des matières résiduelles.

La portion postérieure est une poche stercorale, bien que son épithélium, très semblable à celui des portions antérieures, porte à croire que l'absorption s'y continue encore.

Les excréments évacués ont à peu près le volume du contenu de cette poche.

C'est bien à tort que Lereboullet soutient que les parois de cette portion sont pourvues de glandes. Ces prétendues glandes, dont il y compte une trentaine, ne sont que les volumineux noyaux des cellules épithéliales. Ses dessins le prouvent sans conteste.

4° *Intestin postérieur.*

Il y a peu de choses à dire sur son fonctionnement. L'action des fibres musculaires se comprend aisément. Les faisceaux représentés dans les figures sous les lettres *mc* paraissent devoir agir comme un sphincter.

En effet, les faisceaux ont leur point d'attache en haut et en bas, près de la ligne médiane ; leur contraction doit donc faire disparaître la courbure de l'arc et étrangler le rectum.

Par contre, les nombreuses fibres extrinsèques ne sont que dilatatrices; le rôle des deux couches est donc alternatif et très simple.

Le rectum est muni d'un épithélium spécial, identique à celui de l'œsophage; il ne paraît donc pas avoir plus que ce dernier le rôle d'organe absorbant.

BIBLIOGRAPHIE

(Ordre chronologique.)

K. Ramdohr : Ueber die Verdauungswerkzeuge der Insekten; Halle, 1811.

G. Treviranus : Vermischte Schriften; Gœttingen, 1816.

H. Rathke : *a*) Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, Abth. II; Neueste Schriften d. Naturf. Ges. Danzig, Bd. I, 1, 1820.

b) Abhandlungen zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thieren; Leipzig, 1833.

c) De Bopyro et Nereide; Rigæ et Dorpati, 1837.

J. Brandt : Medizinische Zoologie, von Brandt und Ratzeburg, II, Berlin, 1833.

H. Milne-Edwards : *a*) Histoire naturelle des crustacés, Paris, 1840.

b) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux; Paris, 1857.

c) Le règne animal : Les crustacés; Paris.

v Siebold et Stannius : Nouveau manuel d'anatomie comparée; tr. fr; Paris, 1849.

Fr. Leydig : *a*) Zum feineren Bau der Arthropoden; Arch. f. Anat., Phys. und wiss. Med., 1855

b) Lehrbuch der Histologie; Frankfurt a M., 1857.

c) Zur Naturgeschichte der Daphniden; Tübingen, 1860

A. Lereboullet : Mémoire sur les crustacés de la famille des cloportides qui habitent les environs de Strassbourg; Strassbourg, 1853.

H. J. Schnitzler : De oniscineis Agri Bonnensis, Diss. Zool.; Coloniæ Agrippinæ, 1853.

de la Valette S[t] George : De Gammaro Puteano, Diss. Zool; Berlin, 1857.

Cornalia e Panceri : Osservazioni zoologico anatomiche sopra un nuove genere di Crostacei Isopodi sedentari (Gyge); Mém. de l'acad. de Turin, 2[e] série, 1858, t. XIX.

R. Bruzelius : Beitrag zur Kenntniss des innern Baues der Amphipoden; Arch. für Naturg, vol. XXV, 1859.

J. Schöbl : Haplophtalmus, etc.; Zeitschr. f. wiss. Zool, t. X, 1860.

Spence Bate and Westwood : A History of the british sessile eyed crustacea, 1863, vol. I, Introduction.

C. Claus : *a*) Traité de Zoologie; Paris, 1884.

b) Bemerkungen über Phronima sedentaria, etc.; Zeitschr. f. wiss. Zool., XII, 1862.

G. O. Sars : Histoire naturelle des crustacés d'eau douce de Norwège, 1re livraison; Christiania, 1867.

Weismann : Die Metamorphose von Corethra plumicornis; Zeitschr. f. wiss. Zool., XVI, 1866.

A. Dohrn : *a)* Die embryonale Entwicklung des Asellus; Zeitschr. f. wiss. Zool., XVII, 1867.

b) Entwicklung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris; Zeitschr. f wiss. Zool , XX, 1870.

c) Zur Kenntniss des Baues von Paranthura Costana; Ibid.

T. Balfour : Manuel d'embryologie comparée; Paris, 1883-1885.

C. Claus : *c)* Zur Naturgeschichte der Phronima sedentaria; Zeitschr. f wiss. Zool., XXII, 1872.

d) Die Metamorphose der Squilliden; Abhandl d. Königl. Ges. d. Wissensch. zu Göttingen, Bd XVI, 1871.

e) Zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphniden; Zeitschr f. wiss. Zool., XXV, 1874.

C. Gegenbaur : Manuel d'anatomie comparée, tr par VOGT; Paris, 1874.

Bobretzky : Zur Embryologie des Oniscus murarius; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXIV, 1874.

F. Plateau : *a)* Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes; Mém. de l'Académie royale de Belgique, t 41, 1875.

b) Idem chez les myriapodes; Ibidem, t. 42, 1876.

c) Traité de zoologie; Mons, 1880.

Spangenberg : Zur Kenntniss von Branchipus stagnalis; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXV, Suppl., 1875.

Braun : Zur Kenntniss des Vorkommens der Speichel und Kittdrüsen der Decapoden; Arbeiten a d. zool -zoot. Instit in Würzburg, 1876 1877.

J. F. Bullar : On the development of the paras. Isopoden; Philos. Transact., 1878.

G. Haller : Beiträge zur Kenntniss der Naturg. der Caprellen; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXIII, 1880

Fr. Leydig : *d)* Ueber Amphipoden und Isopoden; Zeitschr. f. wiss Zool., t. XXX, Suppl , 1878.

e) Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere; Bonn, 1883.

P. Mayer : Carcinologische Mitth , I; Mitth. a d. zool. Stat. zu Neapel, T. 1, 1879

A Gamroth : Beitrag zur Kenntniss der Naturgeschichte der Caprellen; Zeitschr. f. wiss. Zool., t 31, 1878.

P. Hoek : Carcinologisches; Tijdschrift d. Ned. Dierk. Vereen., Deel IV, 1879

A. Wrzesniowski : Vorläufige Mittheilungen über einige Amphipoden; Zool. Anz., II, 1879.
M. Weber : Ueber den Bau und die Thätigkeit der sogenannten Leber der Crustaceen; Arch. f. mikr. Anat., XVII, 1880.
P. Mayer : Die Caprelliden des Golfes Neapel; Leipzig, 1882.
Spencer : Urinary organs of amphipoda; Quart. Journ. of micr. sc., XXV, suppl., 1855.
C. Claus : *f)* Der Organismus der Phronimiden; Arbeiten a. d. zool. Instit. Wien, t. II, 1879.
g) Ueber Apseudes und die Tanaiden; Ibid., t. V, 2, 1884.
h) Ueber Lernœascus nemat. und die Phlichth.; Ibid., t. VII, 1886.
i) Untersuchungen über den Organ. und Entwick. von Branchipus, etc.; Ibidem, t. VI.
j) Ueber den Organismus der Nebaliden, etc.; Ibid., t. VIII.
Th. H. Huxley : L'écrevisse, trad. franç., Paris, 1880.
O. Nebeski : Beiträge zur Kenntniss der Amphipoden der Adria; Arb. a. d. zool. Instit. z. Wien, 1880.
L. Huet : Nouvelles recherches sur les crustacés isopodes; Journal de l'Anat. et de la Phys. de Robin, XIX, 1883.
Nauck : Das Kaugerüst der Brachyuren; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXIV, 1880.
Mocquart : Recherches anatomiques sur l'estomac des crustacés podophthalmes; Ann. des Sc. nat., t. XVI, 6e série, 1883.
J. B. Carnoy : *a*) La biologie cellulaire, I, Lierre, 1884.
b) La cytodiérèse chez les arthropodes; La Cellule, t. I, 1885.
F. Albert : Das Kaugerüst der Decapoden; Zeitschr. f. wiss. Zool., XXXIX, 1883.
M. Weber : Die Isopoden, enz.; Bijdragen tot de dierkunde, 1884.
Frenzel : *a*) Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen; Mitth. a. d. zool. Stat. Neapel, V, 1884.
b) Ueber den Darmkanal der Crustaceen; Arch. f. mikr. Anat., XXV, 1885.
J. Nussbaum : *a*) Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen; Arch. f. mikr. Anat., 21.
b) L'embryologie de l'Oniscus murarius; Zool. Anz., 1885.
W. Reinhardt : Zur Ontogenie des Porcellio Scaber; Zool. Anz., 1887, n° 241.
R. Kœhler : Recherches sur la structure des fibres musculaires chez les édriophthalmes; Journal de l'Anat. et de la Phys., t. 23, 1887.
Miale et Denny : Structure and life history of the Thocroach. London, 1886.
mbeke : Des déformations artificielles du noyau; Arch. de Biol., VII, 1886.

Kultschitzky : Zur histologischen Technik; Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., IV, 1887.

Gerstæcker : Bronn's Klassen; Bd. V, Ab. II, 1882.

A. Giard et Bonnier : Contributions à l'étude des bopyriens; Travaux de l'inst. zool. de Lille, V, 1887.

Rosenstadt : Beiträge zur Kenntniss der Organisation von Asellus aquaticus und verwandter Isopoden; Biol. Centr., Bd. 8, nº 15, 1888.

G. Cattaneo : Sur la structure de l'intestin des crustacés décapodes, etc.; Arch. ital de biol., t. 9, 1888.

S. Pereyaslawzewa : *a*) Le développement de Gammarus poecilurus Rthk.; Bull. de la Soc. impér. des natur. de Moscou, 1888, nº 2.

b) Le développement de Caprella ferox Chrw.; Ibid., 1888, nº 4.

M. Rossiiskaya : *a*) Le développement d'Orchestia littorea Sp. B.; Ibid., 1888, nº 4.

b) Le développement de la Sunamphitoë valida Cz. et de l'Amphitoë picta Rthk.; Ibid., 1890, nº 1.

Vogt et Yung : Traité d'anatomie comparée pratique, II, Paris, 1889.

J. Lubbock : The senses of animals, London, 1889.

Vom Rath : Ueber eine eigenartige polycentrische Anordnung des Chromatins; Zool. Anz., XIII, 1890.

E. G. Balbiani : Études anatom. et histol. sur le tube digestif des Cryptops; Arch. de Zool. expérim, VIII, nº 1, 1890.

C. Claus : Ueber die Organisation der Cypriden; Anz. Kais. Akad. Wiss. Wien, VIII, 1890.

M. Ide : Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes; La Cellule, VII, 2, 1891.

Ziegler et Vom Rath : Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden; Biologisches Centr., XI, nº 24, 1891.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES

Signification commune à toutes les figures.

cd	cuticule dermique.
m	muscles.
mc	muscles circulaires.
ml	muscles longitudinaux.
md	muscles dilatateurs
p	pli.
ps	pli supérieur.
pi	pli inférieur
pl	pli latéral.
pr	protubérance marginale.
S_1	pièce latérale antérieure.
S_1s	crête supérieure de S_1.
S_1i	partie inférieure de S_1
S_2	pièce latérale postérieure
S_3	pièce médiane
rs_3	récessus dans le prolongement antérieur de S_3
Pb_1	plaque broyeuse de S_1.
Pb_2a	plaque broyeuse antérieure de S_2.
Pb_2p	plaque broyeuse postérieure de S_2.
Pb_3	plaque broyeuse de S_3.
c	cavité intracuticulaire.
lr	lame recouvrante.
la	lamelle annulaire.
v	face ventrale
d	face dorsale.
gl	glande.
cgl	canal transverse des glandes digestives
f_1	fente de la paroi supérieure de *cgl*.
f_2	fente de la lamelle annulaire *la*.
ap	arrière-poche.
bd	bande dorsale.
rd	rainure dorsale.
é	élargissement de la bande dorsale et point où les rainures cessent d'enfermer les ailes de la queue d'aronde.
Im	Intestin moyen.
S	sphincter.
ds	diverticule supérieur du *Gammarus*.
tp	tubes parallèles du *Gammarus* (tubes de *Malpighi*).
oa	orifice anal.

PLANCHES I, II, III et IV (première partie).

Oniscus Asellus.

FIG. 1 à 48.

Les 3 premières figures représentent d'une façon plus ou moins schématique les préparations obtenues par dissection. Toutes les autres figures sont dessinées à la chambre claire avec les objectifs de Zeiss.

FIG. 1. Intestin complet, avec les 4 glandes digestives, vu par sa face dorsale. — Gr. A, 2, réduit de moitié.

De *A* en *D* s'étend l'intestin moyen, les reliefs dorsaux s'y reconnaissent déjà en *bd*, *rd*.

L'intestin antérieur est représenté ouvert de manière à montrer ses principales saillies.

FIG. **2**. Poche malaxatrice ouverte par sa face dorsale; on y voit les principaux reliefs. — Gr. *D*, 2, réduit de moitié.

En *A* existe le profond sillon vertical qui sépare S_3 de S_2, et en *B* un second sillon oblique entre S_2 et S_1. Voir FIG. **12** et **13**.

Les lignes f_1 donnent en projection l'embouchure des glandes digestives, c'est-à-dire la fente en T représentée dans la FIG. **18**.

FIG. **3**. Examen de la poche malaxatrice par sa face ventrale intacte. En avant, on voit surtout les muscles en croix de St-André qui s'attachent à l'extrémité antérieure des plaques cuticulaires de S_3. En arrière, on reconnait l'embouchure des glandes digestives avec ses annexes *ap*. — Gr. *D*, 2, réduit de moitié.

FIG. **4** Œsophage, poche malaxatrice et entrée de l'intestin moyen : coupe axiale et verticale. *A*, 4.

Les pièces médianes S_3 et *lr* s'y voient dans leur plus grand diamètre. Les saillies latérales n'y sont point représentées. Les lignes numérotées indiquent les niveaux des coupes transversales correspondant aux figures qui portent le même chiffre. La ligne *AB* montre le niveau oblique suivant lequel l'intestin moyen s'insère sur la poche malaxatrice.

FIG. **5**. Coupe parallèle à la précédente, donc en dehors du plan médian. — Gr. *A*, 4.

Un des plis latéraux de l'œsophage est intéressé dans la coupe. Dans la poche malaxatrice, c'est la saillie S_2 qui remplace la saillie S_3 de la figure précédente. Au niveau de la ligne, 18 la cloison *la* sépare le canal glandulaire de la poche malaxatrice. Ce lambeau *la* était absent dans la figure précédente, parce que la coupe étant médiane passait par la fente f_2 (FIG. **18**). En haut, un lambeau de la queue d'aronde, *bd*.

FIG. **6**. Coupe parallèle aux précédentes, mais plus latérale encore. L'œsophage n'y est plus compris. Dans la poche malaxatrice on voit les parties latérales de S_2 et la cuticule de S_1s et S_1i. Les cellules sous-cuticulaires, trop rétractées par le réactif, n'ont pas encore été touchées (comp. avec FIG. **11**). En arrière, nous avons représenté la musculature assez forte de l'arrière-poche *m*.

FIG. **7**. Coupe transversale de l'œsophage. — Gr. *D*, 2.

On y voit les cinq plis tels qu'ils se retrouvent sur presque toute la longueur de l'œsophage. Remarquons aussi que les muscles longitudinaux se trouvent ici sous les circulaires; enfin, il existe des muscles extrinsèques à comparer avec ceux de la figure suivante.

FIG. **8**. Coupe horizontale parallèle à l'axe de l'œsophage. — Gr. *A*, 4.

On y reconnait bien les rapports des reliefs dentés, S_1, avec l'embouchure de l'œsophage.

FIG. **9**. Vue de face de la plaque broyeuse, Pb_1. — Gr. *D*, 2.

La plaque, Pb_2a, qui lui fait opposition, lui est en tout semblable. Chacune de ces stries est de fait une côte saillante et même légèrement tranchante

FIG. **10**. Vue de face de la cuticule épineuse qui couvre la partie interne de S_1. — Gr. *D*, 2.

FIG. **11**. Coupe transversale un peu oblique, de la poche malaxatrice, niveau 11 de la FIG. **4**. — Gr. *D*, 2.

Région où la pièce S_1 est le plus saillante. A gauche, S_1s apparaît ; il est peu important dans cette espèce, mais il devient très puissant dans d'autres. Pb_2a se trouve sur une saillie, S_2, à peine soulevée. S_3 est la coupe d'un cul-de-sac ouvert en arrière et produit par la pièce impaire S_3, quand les muscles en croix de St. André l'attirent vivement en avant. La figure montre encore la puissance et la multiplicité des muscles moteurs des plaques broyeuses.

FIG. **12**. Coupe postérieure à la précédente. La paire broyeuse $\frac{Pb_1}{Pb_2a}$ y est dans toute sa puissance. S_1s reste faible. S_3 a gagné beaucoup en dimension. — Gr. *D*, 2.

FIG. **13**. Coupe plus en arrière encore. — Gr. *D*, 2.

Ici les paires broyeuses $\frac{Pb_2p}{Pb_3}$ dominent installées sur les prétendus « reliefs pyloriques » des auteurs. En haut, au-dessus de *lr*, apparaît l'épithélium de l'intestin moyen (suivez la ligne 13 dans la FIG. **4**). Latéralement les lamelles *la* sont insérées entre les deux épithéliums si distincts des deux portions intestinales antérieures et moyennes.

FIG. **14**. Coupe transversale du plancher de la poche malaxatrice en arrière de la dernière paire broyeuse. Le canal glandulaire avec la transition des cellules sécrétantes, l'arrière-poche *ap*, la fente de communication f_2 se remarquent sous les extrémités postérieures de S_2 et S_3. — Gr. *D*, 3.

FIG. **15**. Coupe transversale de la partie la plus antérieure de l'intestin moyen. *D*,2. Les extrémités postérieures libres de *lr*, S_2, S_3 et *la* y sont encore représentées.

FIG. **16**. La plaque Pb_3 sous un plus fort grossissement : *D*, 4; la figure n'en donne qu'une bonne moitié. On reconnaît la face libre plane et finement striée et la face bombée interne avec de fortes côtes plus espacées.

FIG. **17**. Aspect de la cuticule qui recouvre S_3 en dehors des plaques broyeuses. — Gr. *D*, 4.

FIG. **18**. Vue de la fente qui fait communiquer les canaux glandulaires avec la lumière intestinale. C'est la coupe indiquée par la ligne 18 dans les FIG. **4** et **5**. — Gr. *D*, 2.

FIG. **19**. Partie de l'intestin moyen située entre les deux lignes 19 de la FIG. **1**. — Gr. *A*, 2.

L'intestin a été ouvert par la ligne latérale et étalé de manière à laisser voir à la fois les détails de sa face dorsale en *d*, et ceux de sa face ventrale en *v*. Les lignes numérotées donnent le niveau des figures portant le même chiffre. L'espace ovalaire qui, du côté gauche, présente des cellules plus sombres, correspond aux cellules centrales élevées du type dessiné dans la FIG. **31**.

FIG. **20**. Disposition de la musculature de la même partie de l'intestin moyen. — Gr. *A*, 2.

Ici les muscles circulaires se trouvent sous les longitudinaux. Les places indiquées par les chiffres désignent les niveaux où se rencontrent surtout les détails contenus dans les figures portant le même numéro.

N. B. Il a été impossible de rendre ici les détails cytologiques de la musculature. Les FIG. **36** à **48** suppléent à cette lacune.

En superposant les FIG. **19** et **20**, on reconnaîtra immédiatement : 1° que les deux zones privées de muscles longitudinaux correspondent aux lignes médianes dorsales et ventrales; 2° que les fibres ne suivent pas les courbes élégantes de l'épithélium.

FIG. **21** à **26**. Coupes transversales de l'intestin moyen. Elles montrent les transformations successives que subissent les reliefs de l'épithélium. Les coupes se suivent d'avant en arrière suivant les indications données dans la FIG. **19**. — Gr. *D*, 1.

FIG. **27**. Coupe transversale au niveau du sphincter. — Gr. *D*, 1.

On reconnaît les trois couches de muscles : d'abord, la forte couche périphérique circulaire; ensuite, une série de muscles longitudinaux sous cette première ; enfin, contre l'épithélium une seconde couche circulaire très faible et incomplète.

FIG. **28**. Coupe verticale du rectum, au niveau d'un des puissants muscles constricteurs. *Oa*, orifice anal. — Gr. *D*, 1.

FIG. **29**. Coupe horizontale du rectum. — Gr. *D*, 1.

On y reconnaît les 2 espèces de muscles : les constricteurs, dessinés dans la FIG. **28**, et les dilatateurs.

FIG. **30**. Cellule épithéliale ordinaire de l'intestin moyen. — Gr. *D*, 4.

FIG. **31**. Cellules élevées faisant partie de l'épaississement ventral de l'intestin moyen, qui fait face à la spatule de la bande dorsale. Voir FIG. **9**. — Gr. *D*, 4.

FIG. **32** et **33**. Cellules épithéliales. De fortes fibres se sont formées dans le cytoplasme ; un réseau très délicat et régulier se maintient entre ces fibres. — Gr. *D*, 4.

FIG. **34** et **35**. Membranes arrachées à des cellules épithéliales. Les points d'attache des travées fibreuses du protoplasme y sont restés adhérents.

FIG. **36** à **48**. Ces figures sont consacrées à l'étude cytologique des muscles de l'intestin moyen. Les fibres circulaires sont toujours placées horizontalement, excepté dans les FIG. **37**, **40** et **41**, où elles sont verticales.

La multiplicité et la variété des anastomoses purement musculaires, qu'on trouve dans la portion antérieure de l'intestin moyen, se constatent dans les FIG. **36** et **37**.

Les FIG. **38**, **39** et **40** montrent comment les fibres se ramifient et se rencontrent sur la ligne médiane ventrale. Le plus souvent, ces bras anastomotiques deviennent tendineux. — Gr. *D*, 4.

La FIG. **41** (verticale) présente d'abord une large anastomose protoplasmatique entre 2 fibres; mais elle montre surtout quatre anastomoses tendineuses entre fibres perpendiculaires. Un noyau existe encore au point d'attache d'une de ces anastomoses. — Gr. *D*, 4.

La FIG. **42** montre comment les fibres longitudinales se tiennent entre elles par des extrémités le plus souvent tendineuses. — Gr. *D*, 4.

La FIG. **43** présente en bas une anastomose protoplasmatique ramifiée, une autre non ramifiée en haut, enfin deux unions tendineuses. La présence de noyaux à tous ces niveaux est remarquable. — Gr. *D*, 4.

La FIG. **44** montre un bras grêle complétement transformé en tissu musculaire; tandis que, dans la FIG. **45**, la partie médiane seule est différentiée. Il n'y a pas de noyaux aux points d'union.

La FIG **46** est plus curieuse encore; le tissu différentié y apparaît sous forme de rubans multiples qui sont plongés en partie dans la masse protoplasmatique indifférente.

La FIG. **47** montre sous un fort grossissement un bras anastomotique divisé longitudinalement en une moitié musculaire et une moitié protoplasmatique. — Gr. 1/12—4.

La FIG. **48** est renversée; elle représente une expansion des muscles circulaires qui, au niveau de la bande dorsale, descend verticalement dans la gouttière formée par cette bande. Comparer FIG. **22** et **23**. — Gr. 1/12–4.

PLANCHE V.

Asellus aquaticus.

FIG. **49** à **64**.

Les FIG. **49** à **56** forment une série de coupes transversales de plus en plus postérieures.

FIG. **49**. Section pratiquée à l'entrée de la poche malaxatrice montrant l'importance de *pr*. — Gr. *D*, 1.

FIG. **50**. Coupe au niveau de la partie la plus saillante de S_1. On y remarque des dents plus fortes que celles de l'*Oniscus*; S_1s, à gauche, est aussi plus développé. — Gr. *D*, 1.

FIG. **51**. Niveau de la paire broyeuse $\frac{Pb_2p}{Pb_3}$ bien développée. S_1s y est encore représenté. — Gr. *D*, 1.

FIG. **52**. Coupe à peu près homologue à celle de l'*Oniscus*, FIG. **14**, PLANCHE II. S_3 y porte de longs poils. — Gr. *D*, 1.

FIG. **53**. Intestin moyen, partie antérieure coupée transversalement. — Gr. *D*, 2. La face dorsale est tournée à droite. Les grandes cellules, *d*, du côté dorsal rappellent la bande dorsale de l'*Oniscus*. *v* correspond à la bande ventrale. De grandes vacuoles remplies d'une substance homogène se voient dans beaucoup de cellules.

FIG. **54**. Coupe prise vers la partie moyenne de l'intestin moyen. Même orientation et même grossissement que pour la figure précédente. Les cellules deviennent plus petites; les bandes *v* et *d* sont encore distinctes. Comparer **53** et **54** avec **23** et **25**.

FIG. **55** et **56**. Partie antérieure du rectum. Les muscles extrinsèques, d'abord nombreux, se localisent en arrière sur les deux faces latérales. Ces parties postérieures de l'intestin sont de toutes parts en contact avec le tissu de remplissage. — Gr. *A*. 4.

FIG. **57** à **60**. Schémas donnant les directions des muscles de l'intestin moyen : on suppose le lecteur contemplant, d'en haut, l'animal dans sa position naturelle. Le pointillé indique les faces opposées, inférieures.

FIG. **57**. Couche de fibres circulaires : ces fibres ne sont franchement circulaires qu'en arrière. En avant, elles deviennent obliques et leurs extrémités dorsales forment d'admirables pinceaux.

FIG. **58**. L'autre couche de fibres, analogue à la couche longitudinale de l'*Oniscus*. Mais ici les fibres sont toutes obliques, surtout en arrière, et elles se terminent en pinceau près des lignes médianes tant ventrale que dorsale.

FIG. **59**. Les deux couches de la moitié dorsale, vues à la fois.

FIG. **60**. Les deux couches de la moitié ventrale.

FIG. **61**. Arc chitineux qui passe en dessous de la partie antérieure de la poche malaxatrice; la figure est renversée. — Gr. *A*, 2.

La striation musculaire plus ou moins apparente encore en certains endroits fait très bien entrevoir ici les différents stades de transition entre le muscle et l'apodème.

FIG. **62**. Portion d'un muscle passant au tendon. Les stries transversales disparaissent à droite et les longitudinales s'accentuent; en même temps la gaîne non différentiée s'amincit. — Gr. *D*, 4.

FIG. **63**. Un tendon avec sa gaîne ou une partie d'apodème. — Gr. *D*, 4.

FIG. **64**. Terminaisons des muscles dilatateurs du rectum et leurs insertions sur la cuticule de l'épithélium. — Gr. *D*, 4.

PLANCHE VI.

Gammarus pulex.

FIG. **65** à **76**.

FIG. **65** et **66**. Coupes verticales et axiales de l'intestin antérieur et postérieur. Les lignes numérotées indiquent le niveau des coupes qui portent le même chiffre. — Gr. *A*, 2..

A remarquer dans la FIG. **65** la brièveté et la direction de l'œsophage, l'absence de la lamelle recouvrante, la longueur de la lamelle annulaire *la*.

FIG. **67** et **76**. Coupes transversales de l'intestin. Les lignes de pointillé, placées dans la lumière du canal, indiquent les limites qui en haut ne sont jamais franchies par les aliments. — Gr. *D*, 1.

FIG. **67**. Les crochets de S_1 sont très puissants; chaque S_1 en porte deux rangées verticales.

FIG. **68**. On y constate la grandeur des piquants qui couvrent le plancher de la poche.

FIG. **69**. Les lambeaux S_2, faibles et longs, se croisent sur la ligne médiane; ce fait explique pourquoi la FIG. **65** montre à ce niveau deux sections de S_2. S_1s porte déjà des dents très notables; ces dents sont fort obliques, de sorte que notre figure n'en représente qu'une projection sur le plan transversal. Elles sont très nombreuses, rapprochées les unes des autres et empêchent complétement les aliments d'envahir l'espace situé au-dessus d'eux.

FIG. **70**. Les plaques broyeuses apparaissent : *ds* est coupé sous forme d'un canal. Remarquons la présence de poils.

FIG. **71**, Cette figure montre spécialement la présence de deux plaques broyeuses creuses sur chacune des faces latérales de S_3. On y reconnaît aussi que les cellules qui leur servent de soutien sont plus hautes et plus sombres que les autres.

FIG. **72**. La présence de piquants sur toutes les surfaces saillantes se remarque surtout à ce niveau.

FIG. **73**. Dans cette figure, comme dans la précédente, on voit que l'embouchure des glandes est très large. Toutefois la colonne alimentaire n'y pénètre jamais.

FIG. **74**. Partie antérieure de l'intestin : la lamelle annulaire fendue sur la ligne médiane inférieure forme un second cylindre incomplet.

FIG. **75**. La face dorsale de l'intestin au niveau des glandes faussement nommées tubes de MALPIGHI.

FIG. **76**. Embouchure de ces glandes. En comparant cette figure à la FIG. **66**, on voit que cette embouchure a lieu en avant du sphincter et très loin encore de l'intestin postérieur.

PLANCHE IV (seconde partie).

Idotea tricuspidata.

FIG. **77** à **80**.

FIG. **77**. Coupe verticale et axiale de l'intestin antérieur. La présence de la pièce médiane supérieure, *psm*, et la coexistence de *la* et *lr* sont les particularités de cette figure comparée aux FIG. **65** et **4**.

FIG. **78**. Coupe transversale à rapprocher des coupes **11**, **50** et **67** pour la pièce médiane supérieure. — Gr. *D*, 1.

FIG. **79**. Section pratiquée au niveau des saillies inférieures. Présence de *lr*. Rapprocher cette figure des figures homologues **13**, **52** et **71**. — Gr. *D*, 1.

FIG. **80**. Coupe transversale de la partie antérieure de l'intestin moyen. Présence de *lr* et *la*. Comparer avec les FIG. **15** et **74**. — Gr. *D*, 1.

Vibila mediterranea.

FIG. **81** à **85**.

FIG. **81**. Coupe transversale de la poche malaxatrice. Au niveau de la paire broyeuse $\frac{Pb_2a}{Pb_3}$. On remarque le commencement de subdivision qui envahit S_3. — Gr. *D*, 2.

FIG. **82**. Coupe parallèle à la précédente, plus reculée. S_3 est déjà isolé et montre bien ainsi son homologie avec les pièces S_3 des autres FIG. **14**, **52** et **72**. — Gr. *D*, 2.

FIG. **83**. Coupe plus reculée encore. Ici seulement apparaît S_1s dans toute sa vigueur. S_3 y a pris sa forme non subdivisée des autres espèces. Dans la *Vibila*, la lamelle annulaire prend son origine fort en arrière; aussi n'est-elle pas encore entamée dans cette section. — Gr. *D*, 2.

PLANCHE VII.

Anilocra mediterranea.

FIG. **84** à **92**.

Les FIG. **84** à **90** sont des coupes transversales de plus en plus postérieures. — Gr. *A*, 4.

FIG. **84**. Œsophage près de la poche malaxatrice. Le récessus produit par la traction des muscles de S_3 se reconnait déjà ici. Comparer avec rs_3 de la FIG. **11**. — Gr. *A*, 4..

FIG. **85**. Poche malaxatrice. Le récessus de S_3 est très notable à ce niveau. — Gr. *A*, 4.

FIG. **86**. Les cinq saillies essentielles de la poche sont très reconnaissables. — Gr. *A*, 4.

FIG. **87**. Cette figure montre que la saillie S_2 peut se dédoubler, comme S_3 se dédouble dans l'*Idotea*. S_1s apparait très tard et ne porte pas de piquants.

FIG. **88**. On ne reconnait plus que S_1s. Pour établir sa signification, nous avons poursuivi ce relief d'avant en arrière sur toutes les coupes. En bas, orifice largement ouvert du canal glandulaire. — Gr. *A*, 4.

FIG. **89**. Le canal glandulaire, unique en avant, est placé sous la ligne médiane de l'intestin moyen. — Gr. *A*, 4.

FIG. **90**. Ce canal se subdivise en arrière et possède à ce niveau une forte musculature. — Gr. *A*, 4.

FIG. **91**. Plaque broyeuse, Pb_3, vue de face. — Gr. *D*, 4.

FIG. **92**. Plaque Pb_2p, stries moins serrées. — Gr. *D*, 4.

Phronima sedentaria.

FIG. **93** et **94**.

FIG. **93**. Coupe transversale de la poche malaxatrice au niveau de sa communication avec les glandes hépatiques. — Gr. *A*, 1.

La ligne de pointillé donne la place qu'occupe la colonne alimentaire. S_3 est complétement subdivisé à ce niveau. Plus en avant, S_3 présente à peu près la forme de S_3 de la FIG. **81**, PL. IV.

FIG. **94**. Aspect des cellules des glandes digestives. — Gr. *D*, 4.

Ione thoracica mâle.

FIG. **95**, **96** et **97**.

FIG. **95**. Coupe transversale de la partie la plus dilatée de la poche. Il y a quelques muscles qui paraissent dilatateurs. — Gr. *D*, 2.

FIG. **96**. Coupe transversale de l'intestin en communication large avec les glandes digestives. — Gr. *D*, 2.

FIG. **97**. Intestin moyen serré entre les glandes. — Gr. *D*, 4.

TABLE DES MATIÈRES.

Oniscus.

Planche I.



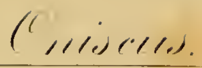


fig. 12

fig. 18

fig. 13

fig. 17

fig. 14

fig. 16

fig. 19

fig. 20

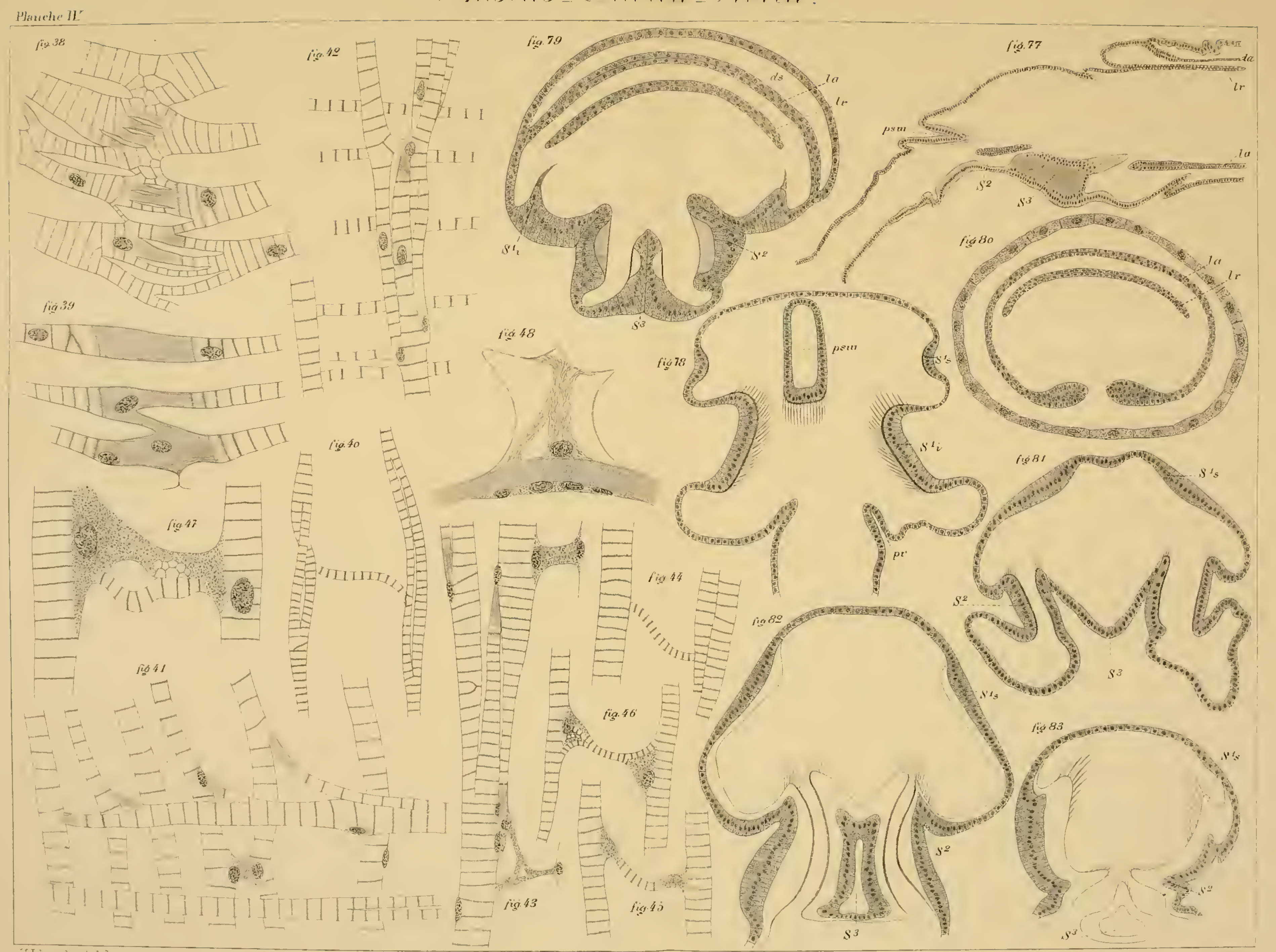
fig. 15

Oniscus.

Planche III.



Oniscus _ Idotea _ Vibila.



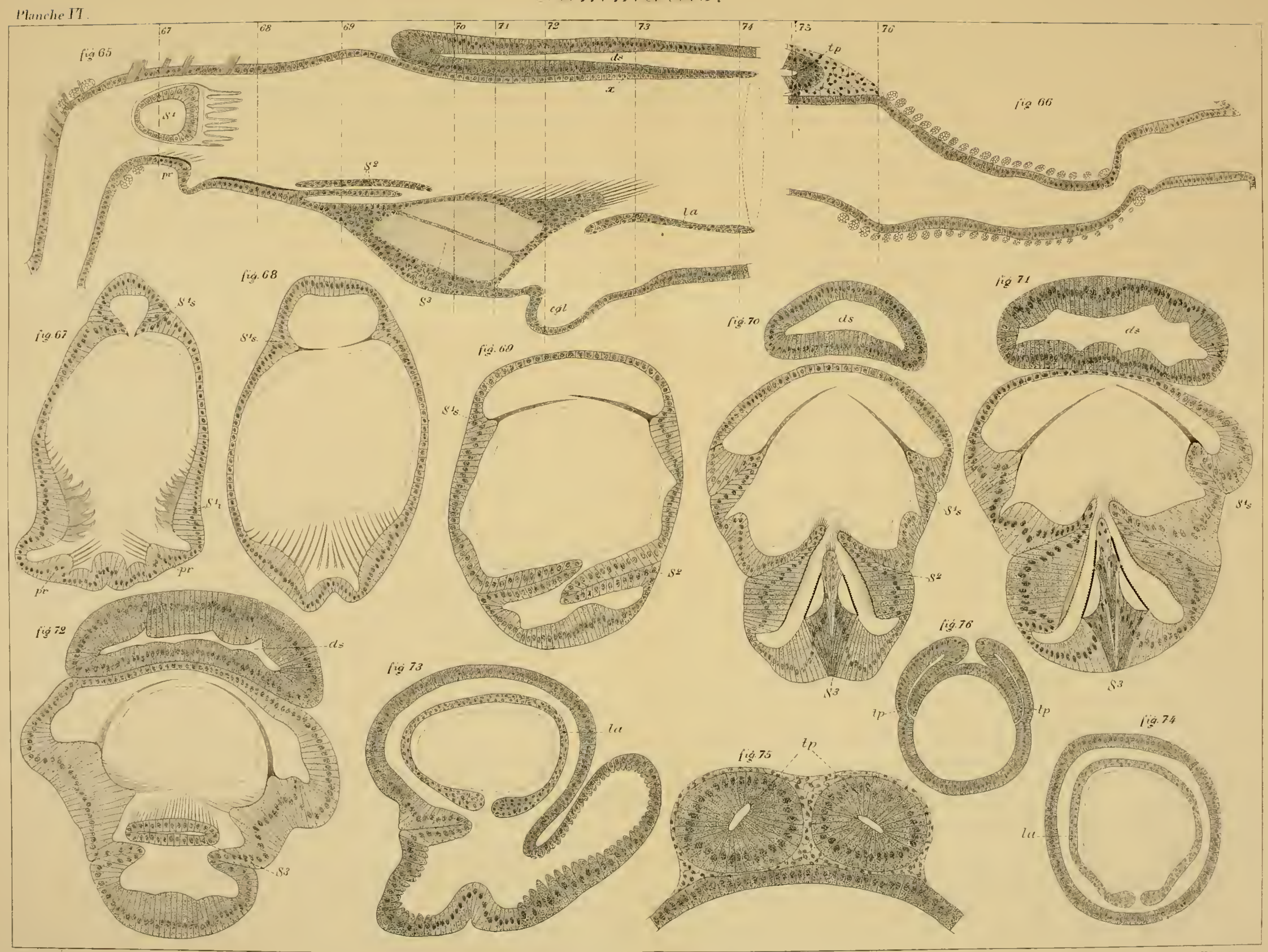
Asellus aquaticus.

Planche V



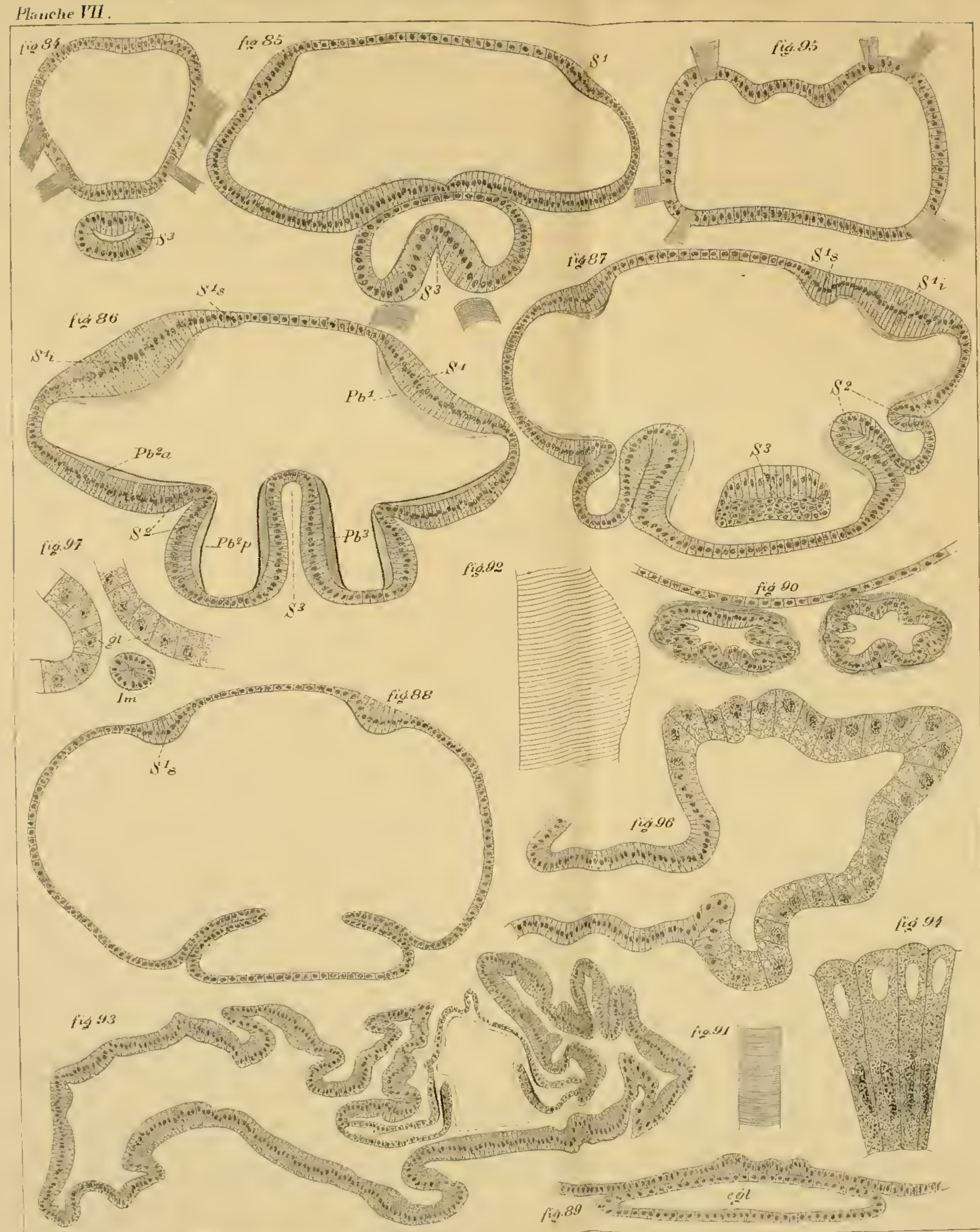
M. Ide, ad nat. del.

Gammarus.


fig 65
fig 66
fig 67
fig 68
fig 69
fig 70
fig 71
fig 72
fig 73
fig 74
fig 75
fig 76
ds
x
tp
la
pr
cgl
S3
S2
S1
S1s
la
tp

Anilocra _ Jone (mâle) _ Phronima.

Planche VII.



LA CELLULE

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

PUBLIÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
G. GILSON, PROFESSEUR D'EMBRYOLOGIE, J. DENYS, PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN.

AVEC LA COLLABORATION DE LEURS ÉLÈVES ET DES SAVANTS ÉTRANGERS.

TOME VIII

2e FASCICULE.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie,
rue Droite, 48.

LOUVAIN
AUG. PEETERS, LIBRAIRE,
rue de Namur, 11.

1892

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES

GANGLIONS CÉRÉBRO-SPINAUX

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

(MÉMOIRE ENVOYÉ A L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE BELGIQUE, LE 4 JUIN 1892.)

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DES

GANGLIONS CÉRÉBRO-SPINAUX

I.

GANGLIONS SPINAUX.

Les cellules nerveuses des ganglions spinaux, découvertes par EHRENBERG, furent longtemps considérées comme indépendantes des fibres nerveuses sensitives des racines postérieures.

Depuis que ROBIN, RUDOLPH WAGNER et BIDDER (1) trouvèrent, presque en même temps, en 1847, que les cellules des ganglions spinaux des poissons étaient bipolaires et qu'elles se continuaient avec une fibre nerveuse à chacun de leurs pôles, on s'efforça de retrouver la même structure pour les éléments des ganglions spinaux chez les autres vertébrés. En 1844, KÖLLIKER (2) avait signalé l'existence de cellules unipolaires dans les ganglions de la grenouille, mais ce fait fut contesté. De nombreux travaux ont paru depuis cette époque; les uns défendent l'existence de cellules unipolaires, les autres celles de cellules bipolaires; d'autres encore admettent que les éléments des ganglions spinaux sont multipolaires. La façon dont les fibres nerveuses des racines postérieures se comportent au niveau du ganglion varie nécessairement avec l'idée que les différents auteurs se font des cellules nerveuses de ces mêmes ganglions. Les travaux de SCHWALBE, STIEDA, RANVIER, AXEL KEY et RETZIUS établirent bientôt d'une façon irréfutable que les ganglions spinaux des mammifères, des oiseaux, des reptiles et des batraciens sont formés exclusivement de cellules nerveuses unipolaires.

(1) Cités d'après FREUD.

(2) KÖLLIKER : *Die Selbstandigkeit und Unabhangigkeit des sympathischen Nervensystems*; Zurich, 1844, p. 2 (cité d'après VON LENHOSSEK).

L'existence de cellules bipolaires chez les poissons, et celle de cellules unipolaires chez les autres vertébrés semblaient établir une différence fondamentale entre les ganglions spinaux des poissons et ceux des mammifères, des oiseaux, des reptiles et des batraciens.

En 1875, RANVIER (1), en se servant d'une méthode spéciale, l'injection interstitielle d'une solution d'acide osmique à 2 o/o dans les ganglions spinaux du lapin, put mettre en pleine lumière un fait de la plus haute importance pour la signification physiologique de ces cellules nerveuses. Il trouva que le prolongement unique de la cellule nerveuse ne devient ni une fibre centrale, ni une fibre périphérique, mais que, dans un grand nombre de cas, il se fusionnait avec une fibre nerveuse de la racine postérieure.

« Grâce à la méthode que j'ai indiquée, dit RANVIER, j'ai pu voir un tube nerveux mince, à l'une des extrémités duquel se trouvait une cellule nerveuse, se terminer par son autre extrémité à un des tubes de la racine sensitive. Ce dernier poursuit simplement son trajet rectiligne et il reçoit, au niveau d'un étranglement annulaire, la fibre venant de la cellule ganglionnaire. Dans cet étranglement, qui est commun à trois segments interannulaires, la soudure est complète entre les deux tubes nerveux qui présentent dans leurs rapports une disposition en T ».

FREUD a fait remarquer, à juste titre, que, longtemps avant RANVIER, cette division du prolongement unique des cellules nerveuses avait été observée par STANNIUS, RUDOLPHE WAGNER, KÜTTNER et SCHRAMM; mais c'est au savant histologiste français que revient, sans conteste, le mérite d'avoir trouvé cette division, sans connaître les assertions de ces prédécesseurs, et d'avoir donné un moyen sûr et facile pour mettre ces divisions en évidence.

AXEL KEY et RETZIUS(2) confirmèrent bientôt le fait signalé par RANVIER. Ils constatèrent en même temps que le cylindre-axe du prolongement unique provenait de la fusion des cylindre-axes des deux autres bras, de telle sorte qu'il ne s'agissait pas seulement d'une fusion du prolongement cellulaire avec une fibre de la racine postérieure, mais d'une bifurcation, d'une division du prolongement unique donnant naissance à deux cylindre-axes ou à deux fibres nerveuses. Cette division ne se faisait pas toujours en T, mais avait lieu sous des angles variables et très souvent en Y.

---

(1) RANVIER : *Des tubes nerveux en T et de leurs relations avec les cellules ganglionnaires*; Comptes rendus de l'Académie des sciences, t. 81, p. 1274, 1875.

(2) AXEL KEY et RETZIUS : *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes*; Stockholm, 1876.

Axel Key et Retzius ne purent établir, pas plus que Ranvier, que cette bifurcation était un fait constant pour toutes les cellules du ganglion spinal.

La différence qui semblait séparer les poissons des autres vertébrés tendait donc à disparaître, puisque les cellules des ganglions spinaux du lapin étaient en rapport, en définitive, avec deux fibres nerveuses, absolument comme les cellules bipolaires des poissons. Les recherches de Freud (1) sur les ganglions spinaux du *Petromyzon* firent disparaître les derniers doutes. En traitant ces ganglions successivement par le chlorure d'or et l'acide chlorhydrique, Freud put constater que la plupart des cellules étaient bipolaires et envoyaient un prolongement vers le centre et un autre vers la périphérie. Quelquefois cependant la cellule n'était pas nettement opposito-polaire, mais les deux prolongements partaient de la cellule à des endroits très rapprochés l'un de l'autre. Freud trouva même quelques cellules unipolaires dont le prolongement unique se bifurquait, à quelque distance de la cellule d'origine, en une branche centrale et une branche périphérique. Ces cellules unipolaires sont identiques, d'après lui, à celles décrites chez le lapin par Ranvier, Axel Key et Retzius. Entre les cellules bipolaires et les cellules unipolaires, il existe, dans les ganglions spinaux du *Petromyzon*, toutes les formes intermédiaires.

Les ganglions spinaux des poissons sont donc comparables à ceux des autres vertébrés; partout on trouve des cellules en relation directe avec une fibre centrale et une fibre périphérique.

En 1880 parurent deux travaux sur la structure des ganglions spinaux : un travail de Rawitz et un de Retzius.

Rawitz ne put voir la division du prolongement unique des cellules nerveuses que dans quelques cas excessivement rares; aussi, n'attribue-t-il à ce fait qu'une valeur tout à fait secondaire :

« Weil man in vielen hundert Untersuchungen, dit-il (2), drei- oder viermal dichotomische Theilungen angetroffen hat, ist man noch nicht genöthigt anzunehmen, dass dies die Regel sei und in allen anderen Fällen durch persönliches Ungeschick das Bild zerstört werde. » Pour lui, il n'existe, chez les batraciens et les mammifères, que des cellules unipolaires, et la barrière qui sépare les mammifères des poissons reste debout : « Damit

(1) Freud : *Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon*; Sitzungsber. d. Mathem. wiss. Cl. d. k. Akad. d. Wiss., Wien; Bd. 78, III Abth., pp. 81-167, 1879.

(2) Rawitz : *Ueber den Bau der Spinalganglien*; Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 18, p. 290. 1880.

ist denn die alte Kluft zwischen den Beobachtungen an Torpedo und an Säugern wieder hergestellt (1) ».

Dans un intéressant travail exclusivement consacré à l'étude des ganglions cérébro-spinaux, RETZIUS (3) étudie, avec la méthode à l'acide osmique, la constitution des ganglions spinaux chez des représentants des différents groupes de vertébrés. Il trouve des cellules bipolaires chez les poissons, et des cellules unipolaires chez les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Ses nombreuses recherches sont résumées à la fin de son mémoire, dans les deux conclusions suivantes :

1° Des bifurcations de fibres à myéline se rencontrent dans les ganglions spinaux de tous les vertébrés. Ce fait ne paraît pas avoir d'exception. Cette disposition est si commune qu'on peut la regarder comme appartenant à tous les ganglions spinaux. On la retrouve chez tous les vertébrés, depuis les batraciens jusqu'à l'homme.

2° Chez tous les vertébrés (les poissons exceptés) les cellules sont unipolaires. Le prolongement unique s'entoure de myéline, et, au moins dans beaucoup de cas, il se divise, à une distance variable du corps cellulaire, pour donner naissance à deux fibres nerveuses. Son cylindre-axe se bifurque en deux bras, dont chacun va devenir le cylindre-axe d'une fibre nerveuse. Ces deux fibres se comportent d'une façon variable : le plus souvent elles s'écartent l'une de l'autre et se dirigent en sens contraire. Il est cependant impossible de dire avec certitude, si l'une de ces fibres va au centre et l'autre à la périphérie ; de même qu'il n'est pas possible d'affirmer si le prolongement unique de *toutes* les cellules nerveuses se comporte de la même façon.

Il est certain que, des nombreuses divisions de fibres que l'on trouve dans les ganglions spinaux, une grande partie représente la bifurcation du prolongement unique des cellules unipolaires. Mais il n'est pas encore possible d'admettre cette interprétation pour toutes les divisions, car il n'est pas démontré que les « durchziehenden Nervenfasern » que FREUD décrit chez le *Petromyzon*, n'existent pas chez les autres vertébrés.

En 1886, VON LENHOSSEK (3) a repris l'étude des ganglions spinaux de la grenouille, en poursuivant le même but que celui que FREUD avait en

(1) RAWITZ : Ibid., p. 301.

(2) RETZIUS : *Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien*; Arch. f. Anat. und Phys., Anatom. Abth, 1880, pp. 369—398.

(3) VON LENHOSSEK : *Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches*; Arch. f. mikr. Anatomie, Bd 26, pp 370-453, 1886

vue chez le *Petromyzon*, celui de savoir « ob nämlich auf anatomischer Grundlage jener scheinbar schroffe Unterschied, den die in Rede stehende Nervenzellen der Fische und der übrigen Wirbelthiere zeigen, sich reduciren oder erklären liesse, ob die schon a priori höchst wahrscheinliche Analogie zwischen den Ganglien dieser Thiere durch directe histologische Beobachtung nachgewiesen werden könne (1). »

Il trouve toutes les cellules nerveuses unipolaires. En pratiquant des coupes longitudinales dans des ganglions spinaux fixés par l'acide osmique, il a pu se convaincre, par l'observation directe, d'un fait important admis sans preuve suffisante par Ranvier, et nié d'une façon catégorique par Rawitz : des deux fibres nerveuses qui proviennent de la division du prolongement unique de chaque cellule nerveuse, l'une se rend à la moelle épinière et l'autre à la périphérie.

Des trois troncs nerveux : le prolongement cellulaire, la fibre centrale et la fibre périphérique, l'un est toujours plus faible que les deux autres, ainsi que Retzius l'a déjà constaté. Le mérite de von Lenhossek c'est d'avoir établi que la fibre la plus grêle est toujours la fibre centrale. Les deux autres ont la même épaisseur, ou bien la fibre périphérique est plus grosse que le prolongement cellulaire.

En examinant attentivement la façon dont se comportent les cylindre-axes de ces trois troncs nerveux, von Lenhossek confirme les faits signalés par Axel Key et Retzius : le cylindre-axe du prolongement cellulaire est toujours plus épais que celui des fibres qui en proviennent. Au point de bifurcation du prolongement cellulaire, le cylindre-axe se divise en deux branches d'épaisseur inégale qui vont devenir les cylindre-axes des fibres terminales. Un détail important que nous relevons dans le travail de von Lenhossek, c'est que le cylindre-axe de la fibre périphérique semble être la continuation directe de celui du prolongement cellulaire, tandis que le cylindre-axe de la fibre centrale n'apparaît que comme une branche collatérale : « Zunächts überzeugt man sich dass sie (die Axencylinder) sich hinsichtlich ihrer Dicke sehr stark von einander unterscheiden : der eine derselben zeichnet sich nämlich durch eine solche Breite aus, dass derselbe nachgerade die directe Fortsetzung des Ausläuferaxencylinders zu bilden scheint, während der andere in der Regel nur den Eindruck eines sich ablösenden, schwachen Seitenastes macht (2). »

(1) Ibidem, p. 377.

(2) Loc. cit., p. 434.

Plusieurs conclusions importantes se dégagent encore du travail de von Lenhossek; voici les principales :

1° Toutes les divisions de fibres nerveuses que l'on rencontre dans le ganglion spinal sont des divisions du prolongement unique de cellules unipolaires, d'accord en cela avec Ranvier et en opposition avec Freud et quelque peu avec Retzius (1).

2° Toutes les cellules nerveuses du ganglion spinal se comportent de la même façon : leur prolongement unique se divise en une fibre centrale et une fibre périphérique (2).

3° Il est plus que probable que chez la grenouille, les « durchziehende Fasern » décrites par Freud chez le *Petromyzon* n'existent pas; ou bien, si elles existent, elles ne s'y rencontrent qu'en nombre excessivement faible (3).

4° Il n'y a donc pas de différence entre les cellules des ganglions spinaux des poissons et celles des ganglions des autres vertébrés. Les cellules nerveuses des vertébrés supérieurs ne sont unipolaires que morphologiquement, physiologiquement on peut les considérer comme des éléments bipolaires (4).

Cette dernière conclusion de v. Lenhossek est donc la même que celle à laquelle est arrivé Freud à la suite de ses recherches sur les ganglions spinaux du *Petromyzon*. A l'époque où v. Lenhossek publia son travail, les observations si intéressantes de Freud n'avaient pas encore été confirmées. Retzius, qui avait étudié à cet effet les ganglions spinaux chez la *Myxine glutinosa*, un autre représentant des cyclostomes, ne put y trouver que des cellules unipolaires. Plus heureux que Retzius, Nansen (5) y signale des cellules unipolaires et des cellules bipolaires. Il convient toutefois d'ajouter qu'en employant la méthode au bleu de méthylène Retzius (6) a trouvé, en 1890, dans les ganglions spinaux de la *Myxine* les deux espèces de cellules nerveuses avec toutes les formes intermédiaires.

Pendant la même année, 1886, parut un travail remarquable de His (7),

(1) Loc. cit., pp. 437 et 438.

(2) Ibid., p. 441.

(3) Ibid., p. 442.

(4) Ibid., p. 443.

(5) Nansen : *The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System*; Bergens Museums Aarsberetning, p. 163, 1886.

(6) Retzius : *Ueber die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien und über subcutane Ganglienzellen bei Myxine glutinosa*; Biolog. Unters., Neue Folge, I, pp. 91—99, Stockholm, 1890.

(7) His : *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln*; Abhandl. der Mathemat. phys. Cl. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XIII, n° VI, pp. 479-514, 1886.

dans lequel le professeur de Leipzig apporta la preuve directe de ce fait important, entrevu déjà par lui dès 1881, à savoir : que, chez l'embryon humain de quatre à cinq semaines (embryon N), toutes les cellules des ganglions spinaux sont des éléments bipolaires pourvus d'un prolongement dorsal et d'un prolongement ventral. Le prolongement dorsal pénètre dans la moelle épinière comme fibre radiculaire, tandis que le prolongement ventral se réunit aux fibres de la racine antérieure et se termine finalement dans les organes périphériques.

Ces cellules bipolaires persistent jusque vers la neuvième semaine (embryon Zw), puis elles se transforment insensiblement en cellules unipolaires dont le prolongement unique présente la division en T, décrite par Ranvier chez le lapin et retrouvée par Retzius dans les ganglions spinaux de presque tous les vertébrés, les poissons exceptés.

Cette découverte importante de His lève donc tout doute sur l'identité morphologique et physiologique des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Chez tous les vertébrés ces cellules nerveuses peuvent être considérées comme de véritables cellules bipolaires. De plus, elle confirme un fait affirmé d'une façon catégorique par v. Lenhossek pour les ganglions spinaux de la grenouille : c'est que des deux branches de bifurcation, l'une devient une fibre centrale et l'autre une fibre périphérique.

En appliquant la méthode de Golgi à l'étude du système nerveux embryonnaire des oiseaux, Ramon y Cajal (1) a confirmé la découverte faite par His chez l'embryon humain. Chez un embryon de poulet du huitième au douzième jour d'incubation toutes les cellules nerveuses des ganglions spinaux sont encore bipolaires en même temps qu'opposito-polaires. Insensiblement les deux prolongements se rapprochent et se fusionnent produisant un tronc unique. Celui-ci se bifurque alors à une distance variable de la cellule d'origine pour donner naissance à un prolongement externe et à un prolongement interne.

Les cellules bipolaires se transforment donc ici aussi en cellules unipolaires.

Ramon y Cajal a constaté en même temps ce fait, déjà signalé par von Lenhossek chez la grenouille, que le prolongement central est très souvent beaucoup plus grêle que le prolongement périphérique.

(1) Ramon y Cajal : *Contribucion al estudio de la estructura de la medula espinal*; Revista trimestral de Histologia normal y patologica, n°s 3 et 4, p. 90, 1889.

Chez des rats nouveau-nés ou âgés seulement de quelques jours, le même savant (1) a pu constater que les cellules des ganglions spinaux sont toutes unipolaires et que leur prolongement unique présente la division en T ou en Y pour donner naissance à un prolongement qui pénètre dans la moelle et à un autre qui se rend dans le nerf périphérique.

Ici, comme chez les oiseaux, les deux branches de bifurcation sont inégales : le prolongement périphérique est épais tandis que le prolongement central est beaucoup plus grêle. La disproportion entre ces deux branches est parfois si notable que le prolongement central semble n'être qu'une simple branche collatérale du tronc nerveux ganglionnaire.

Dans les ganglions spinaux de jeunes rats et de souris blanches nouveau-nées, nous avons fait également la même constatation (2). Toutes les cellules imprégnées par le chromate d'argent sont unipolaires. Chez toutes, le prolongement unique se bifurque en une fibre centrale et une fibre périphérique; de plus, dans le plus grand nombre des cas, la fibre centrale est grêle et peut être considérée comme une simple collatérale du prolongement unique.

Des recherches récentes faites sur les ganglions spinaux chez les oiseaux et les mammifères confirment une fois de plus cette manière de voir. Nous avons reproduit dans la FIG. 1, un ganglion spinal d'un embryon de canard au vingtième jour d'incubation. A cet époque, on trouve dans ce ganglion des cellules encore nettement opposito-bipolaires, quelques cellules déjà unipolaires et un grand nombre de formes cellulaires intermédiaires entre ces deux formes extrêmes, où les deux prolongements partent du corps cellulaire à des distances variables l'un de l'autre.

Dans toutes ces cellules le prolongement périphérique est large et épais, tandis que le prolongement central est plus grêle. Cette différence est surtout marquée dans les cellules unipolaires : le prolongement périphérique y apparaît, le plus souvent, comme la continuation directe du prolongement unique, tandis que le prolongement central s'en détache par un petit épaississement triangulaire, un petit cône à base adhérente, qui se rétrécit lentement et auquel fait suite une fibrille nerveuse assez grêle, d'une couleur de café au lait quelque peu spéciale et qui conserve son individuatié et son diamètre primitif jusque dans la substance blanche de la moelle.

(1) RAMON Y CAJAL : Pequenas communicaciones anatomicas : I. *Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos*; 20 Dec. 1890.

(2) A. VAN GEHUCHTEN : *La structure des centres nerveux : la moelle épinière et le cervelet*; La Cellule, t. VII, 1r fasc., 20 avril, 1891.

Le même fait se retrouve dans les ganglions spinaux de rats et de souris nouveau-nés, ainsi que RAMON Y CAJAL et nous-même l'avons déjà signalé, et ainsi que cela se voit clairement encore dans la FIG. 2 représentant le ganglion spinal d'une souris blanche nouveau-née.

CONCLUSIONS.

De ce court aperçu des principales recherches faites sur les ganglions spinaux des vertébrés, nous pouvons donc tirer les conclusions suivantes :

1° Les cellules nerveuses des ganglions spinaux de la plupart des poissons sont opposito-bipolaires. Chaque pôle se continue avec le cylindre-axe d'une fibre nerveuse, dont l'une pénètre dans la moelle, tandis que l'autre se rend à la périphérie.

2° Les cellules nerveuses des ganglions spinaux des autres vertébrés à l'état adulte, sont toutes unipolaires. Leur prolongement unique se bifurque, à une distance variable de la cellule d'origine, en un prolongement central et un prolongement périphérique. La démonstration de ce fait a été faite pour les mammifères (RANVIER, RETZIUS, HIS, RAMON Y CAJAL, VAN GEHUCHTEN), les oiseaux (RETZIUS, HIS, RAMON Y CAJAL, VAN GEHUCHTEN), les reptiles (RAMON Y CAJAL) (1) et les batraciens (V. LENHOSSEK et CL. SALA) (2).

3° Chez les poissons cyclostomes on trouve dans les ganglions spinaux, à l'état adulte, non seulement des cellules opposito-bipolaires et des cellules unipolaires, mais encore toutes les formes intermédiaires (FREUD, NANSEN, RETZIUS), preuve qu'une cellule bipolaire peut se transformer en cellule unipolaire.

4° Le même fait s'observe chez les embryons des mammifères (HIS et RETZIUS), des oiseaux (RAMON Y CAJAL et VAN GEHUCHTEN) et des reptiles (RAMON Y CAJAL). A un certain moment du développement embryologique toutes les cellules nerveuses des ganglions spinaux sont opposito-bipolaires comme chez les poissons adultes. Dans le cours du développement la forme de la cellule se modifie et les cellules bipolaires se transforment en cellules unipolaires.

5° La différence morphologique qui existe entre les cellules des ganglions spinaux des poissons et les cellules des ganglions des autres vertébrés

---

(1) RAMON Y CAJAL : Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso IV. *La medula espinal de los reptiles*, 20 août 1891.

(2) CL. SALA : *Estructura de la medula espinal de los batracios*; février, 1892.

est donc plus apparente que réelle. Dans les ganglions des poissons les cellules conservent d'une façon définitive une forme qui n'existe que temporairement chez les vertébrés supérieurs.

6° Les ganglions spinaux ont donc la même signification chez tous les vertébrés : les cellules qui les constituent donnent naissance, d'une façon ou d'une autre, à deux prolongements qui vont devenir cylindre-axes de deux fibres nerveuses. Chez tous les vertébrés, aussi, l'une de ces fibres est centrale et l'autre est périphérique. De plus, dans le plus grand nombre des cas, le prolongement central est plus grêle que le prolongement destiné à la périphérie.

7° Les ganglions spinaux des vertébrés doivent donc être considérés comme *noyaux d'origine réelle* pour la partie sensitive de tous les nerfs spinaux, et cela non seulement pour les fibres périphériques mais aussi pour les fibres centrales. Nous savons, par les recherches de ces cinq dernières années, que les fibres des racines postérieures des nerfs spinaux pénètrent dans la moelle, s'y bifurquent et que les deux branches de bifurcation finissent dans la substance grise par des arborisations terminales. Ces fibres trouvent donc, dans la moelle, non pas leur origine, mais leur terminaison.

Tous ces faits nous semblent definitivement acquis à la science.

Note. Nous faisons abstraction, dans cette étude, des fibres nerveuses qui ne font que traverser le ganglion spinal pour se rendre à la périphérie et qui doivent avoir leur cellule d'origine dans la substance grise de la moelle. Ces fibres nerveuses ont été vues et décrites, en 1879, par Freud dans les ganglions spinaux du *Petromyzon*. Malgré cela, l'existence de ces » durchziehende Fasern « a été souvent contestée. Les recherches de Joseph sur les phénomènes de dégénérescence, observés dans les racines postérieures des nerfs périphériques après leur section en dedans et en dehors du ganglion spinal, plaident avantageusement en faveur de l'existence de ces fibres; et nous savons que v. Lenhossek et Ramon y Cajal ont décrit, dans la moelle d'embryons de poulet au quatrième et au cinquième jour d'incubation, des cellules nerveuses situées dans la corne antérieure et dont le prolongement cylindraxil traverse d'avant en arrière toute l'épaisseur de la moelle, entre dans la racine postérieure et a pu être poursuivi jusqu'au-delà du ganglion spinal. Cependant ce point, qui nous semble avoir une grande importance, demande encore de nouvelles recherches.

II.

GANGLIONS CÉRÉBRAUX.

Des ganglions nerveux n'existent pas seulement sur le trajet des racines postérieures des nerfs spinaux, on en trouve encore sur un certain nombre de nerfs crâniens. Ces ganglions cérébraux appartiennent-ils au système nerveux sympathique ou au système nerveux cérébro-spinal? Les avis des auteurs sont partagés sur ce point important. L'étude des caractères morphologiques des cellules qui les constituent pourra seul le résoudre. En effet, nous savons, par les recherches récentes, que les cellules des ganglions du sympathique sont des cellules multipolaires pourvues d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiques et d'un seul prolongement cylindraxil, tandis que les cellules des ganglions spinaux sont bipolaires ou unipolaires, et sont toujours pourvues de deux prolongements qui deviennent cylindre-axes de fibres nerveuses. Si quelques-uns des ganglions cérébraux doivent être considérés comme les homologues des ganglions spinaux, ces ganglions ont-ils absolument la même structure que les ganglions qui dépendent des nerfs de la moelle épinière?

His (1), dans ses considérations morphologiques sur les nerfs crâniens, s'exprime de la façon suivante :

« Wie weit sind wir nun berechtigt, am Kopf von sympatischen Ganglien zu reden? Mit Ausahme des G. Gasseri und des G. acusticum sind der Reihe nach alle Ubrigen als sympathisch bezeichnet worden, die Gg. ciliare, rhinicum, oticum, submaxilare, geniculi, glossopharyngei und vagi ..... So wie die Dinge jetzt liegen, muss meines Erachtens die Aufgabe gestellt werden die verschiedenen Kopfganglien einmal genau auf ihre Eigenschaften durchzugreifen und solange bis dies geschehen ist, enthält man sich am besten der Anwendung eines seiner ganzen Natur nach unklares Begriffes. Ein rein morphologisches Kennzeichen für sympathischen Kopfganglien giebt es zur Zeit nicht. Ob man z. B. das Ciliargg. und das G. geniculi für sympathisch halten will ist vorläufig eine blosse Glaubenssache. »

Cet examen détaillé des caractères morphologiques des cellules nerveuses des différents ganglions cérébraux réclamé par His, afin de pouvoir se prononcer d'une façon définitive sur leur véritable nature, nous l'avons

(1) His : *Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven*; Archiv f. Anat. und Phys., Anat. Abth., p 413, 1887.

entrepris depuis quelque temps déjà chez certains mammifères nouveau-nés. Nous avons obtenu des résultats satisfaisants pour le ganglion de Gasser du trijumeau, le ganglion pétreux du glossopharyngien et le ganglion plexiforme du pneumogastrique, ainsi que nous l'avons annoncé ailleurs (1). Depuis, nous avons obtenu aussi des réductions dans le ganglion spiral de la branche limacéenne du nerf acoustique. Nos recherches sur les autres ganglions n'étant pas encore terminées, nous réservons leur étude pour plus tard.

Ganglion de Gasser *du trijumeau.*

Bidder (2) et Rud. Wagner (3) ont signalé l'existence de cellules nerveuses bipolaires dans le ganglion sémilunaire du trijumeau chez les poissons. Mais, tandis que pour Bidder une petite partie seulement des fibres nerveuses se mettent en rapport avec une cellule de ce ganglion, Rud. Wagner accepte que toute fibre nerveuse en passant par le ganglion y est interceptée par une cellule nerveuse et qu'il n'existe, dans ce ganglion, ni cellules apolaires, ni cellules unipolaires, ni « durchstreichende Primitivfasern ». Des cellules bipolaires ont encore été signalées par Langerhans et par Axel Key et Retzius dans le ganglion du trijumeau chez le *Petromyzon*.

Pour les mammifères, Wagner (4) décrit aussi dans le ganglion de Gasser des cellules unipolaires, dont le prolongement unique se divise en deux branches, l'une plus grosse et l'autre plus fine.

C'est dans le ganglion sémilunaire, en même temps que dans les ganglions spinaux du lapin, que Ranvier a fait sa découverte importante des tubes nerveux en T et de leurs relations avec les fibres de la racine sensitive. Ce fait fut confirmé immédiatement par Axel Key et Retzius et la figure, qui accompagne leur travail, représente une cellule nerveuse du ganglion de Gasser du lapin dont le prolongement unique se bifurque à quelque distance de la cellule d'origine. « Ob nun alle vom Gehirn-Rückenmark kommenden Nervenfasern der sensorischen Wurzeln Ausläufer in dieser Weise aufnehmen, können wir ebenso wenig wir Ranvier angeben,

(1) A. Van Gehuchten : *Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'homme*; La Cellule, t. VIII, 1r fasc., p. 87. 1892.

(2) Bidder : *Zur Lehre von der Verhaltnisse der Ganglienkorper zu den Nervenfasern*, 1847.

(3) R. Wagner : *Neue Untersuchungen über die Elemente der Nervensubstanz*, 1847.

(4) Wagner : *Neurologische Untersuchungen*, 1854, p. 184.

disent-ils, uns scheint indessen die nicht sehr grosse Zahl von solchen T.-Stellen da gegen zu sprechen (1) ».

RETZIUS dissocia le ganglion de GASSER chez les poissons, les batraciens, les reptiles, les oiseaux et les mammifères. Dans ses patientes recherches, il trouva partout des cellules nerveuses du même type que dans les ganglions spinaux : cellules bipolaires chez les poissons, cellules unipolaires chez les autres vertébrés. Mais il ne parvint pas toujours à mettre en évidence les relations de ces cellules avec les fibres nerveuses. Ni chez les batraciens, ni chez les reptiles, ni chez les oiseaux il n'a vu directement la bifurcation du prolongement unique. De tous les mammifères dont il a étudié le ganglion sémilunaire, le lapin est le seul chez lequel il ait vu *une seule fois* le prolongement unique se diviser à une certaine distance du corps de la cellule. Partout ailleurs, il n'a trouvé que des cellules unipolaires; de plus, chez le rat, le chat et le lapin, il a remarqué des bifurcations de fibres nerveuses indépendantes des cellules.

Dans ses recherches embryologiques, HIS a trouvé que, à un moment déterminé du développement, le ganglion de GASSER de l'homme est formé de cellules nerveuses bipolaires, identiques aux cellules des ganglions spinaux.

La méthode de GOLGI a été appliquée par KÖLLIKER à l'étude du ganglion du trijumeau d'un embryon de veau, mais sans donner de résultat. Plus heureux que le savant anatomiste de Wurzbourg, en appliquant la méthode rapide de GOLGI, suivant le procédé de la double imprégnation, sur le ganglion de GASSER de souris blanches, de rats, de chats et de chiens nouveau-nés, nous avons obtenu des résultats qui ne laissent subsister aucun doute sur la véritable nature du ganglion de la cinquième paire. Comme les ganglions spinaux, le ganglion de GASSER est formé de cellules nerveuses qui sont toutes unipolaires. Ces cellules occupent surtout les couches périphériques du ganglion. Elles envoient leur prolongement unique vers les parties profondes, et, après un trajet tortueux et d'une longueur variable, ce prolongement présente, d'une manière constante, une bifurcation en T ou en Y, FIG. 3. Des deux branches qui en proviennent, l'une se dirige toujours vers l'axe cérébro-spinal et l'autre vers la périphérie. Dans un grand nombre de cas, la branche centrale est plus grêle que la branche périphérique, FIG. 4. Il nous a paru cependant que les cas où les deux branches avaient le même volume étaient dans ce ganglion plus nombreux que dans les ganglions spinaux.

(1) AXEL KEY et RETZIUS : Loc cit., p. 39.

C'est surtout chez la souris et chez le rat nouveau-nés que les réductions sont les plus démonstratives, parce que, au moment de la naissance, toutes les fibres nerveuses du nerf de la cinquième paire y sont encore dépourvues de myéline. Les réductions sont plus difficiles chez le chat et le chien nouveau-nés parce que, chez ces animaux, au moment de la naissance, la plupart des fibres ont déjà leur myéline. Cependant le dépôt de chromate d'argent s'obtient encore sur quelques éléments isolés et permet de constater que leurs cellules se comportent comme chez la souris et le rat, FIG. 4, *b*.

Le ganglion de GASSER du trijumeau doit donc être considéré comme l'homologue d'un ganglion spinal, et avec HIS nous devons y voir le *noyau d'origine réelle* pour les fibres nerveuses sensitives du trijumeau.

Ganglion pétreux du glosso-pharyngien.

La plupart des anatomistes décrivent deux ganglions sur le trajet du nerf glosso-pharyngien chez l'homme : un ganglion supérieur, ganglion jugulaire ou ganglion de EHRENRITTER, et un ganglion inférieur, appelé encore ganglion pétreux. Dans la littérature on ne trouve pas d'indications sur la manière d'être des cellules nerveuses qui entrent dans la constitution de ces ganglions. Les avis diffèrent sur le point de savoir si ce sont des ganglions sympathiques ou des ganglions cérébro-spinaux.

RAUBER considère le ganglion jugulaire comme ganglion radiculaire du nerf de la neuvième paire, et le ganglion pétreux comme un ganglion sympathique.

RETZIUS a étudié les deux ganglions chez l'homme et les trouve constitués de cellules unipolaires identiques aux cellules des ganglions spinaux. Cependant, il n'a trouvé dans ces ganglions ni des bifurcations de fibres nerveuses, ni la division du prolongement unique de la cellule unipolaire.

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature, d'indication sur les ganglions du glosso-pharyngien chez les autres mammifères. Nous ignorons nous-même s'il existe là, comme chez l'homme, d'une façon constante, deux ganglions.

En pratiquant des coupes transversales à travers les os de la base du crâne, reliés encore aux vertèbres cervicales supérieures, chez la souris blanche nouveau-née, nous avons trouvé dans nos coupes un ganglion sphérique et peu volumineux appartenant au nerf de la neuvième paire.

Nous croyons que c'est le ganglion inférieur ou le ganglion pétreux. Dans ce ganglion le chromate d'argent s'était déposé dans quelques cellules nerveuses. Celles-ci sont unipolaires, et le prolongement unique, arrivé à une distance variable de la cellule d'origine, se bifurque en une fibre centrale et une fibre périphérique. Ici, comme dans les ganglions spinaux, la fibre destinée à l'axe cérébro-spinal est plus grêle que la fibre qui doit se rendre à la périphérie.

His a trouvé que, à un moment déterminé du développement embryologique, le nerf glosso-pharyngien possède chez l'homme deux ganglions et que tous deux sont formés de cellules nerveuses bipolaires, identiques aux cellules du ganglion de Gasser et des ganglions spinaux.

C'est donc dans ces ganglions que les fibres nerveuses sensitives du glosso-pharyngien trouvent leurs cellules d'origine, ces ganglions sont donc, pour la partie sensitive de ce nerf, *le noyau d'origine réelle.*

Ganglion plexiforme du pneumogastrique.

Bidder et Wagner ont trouvé des cellules bipolaires dans le ganglion plexiforme chez les poissons. Retzius aussi a vu des cellules bipolaires dans le ganglion du nerf vague de tous les poissons qu'il a étudiés. Chez les mammifères, au contraire, il a trouvé des cellules unipolaires avec un prolongement indivis, puis des bifurcations de fibres nerveuses indépendantes des cellules. Les cellules unipolaires du ganglion jugulaire et du ganglion plexiforme du chat appartiennent, d'après lui, au même type que les cellules des ganglions spinaux : elles sont unipolaires et leur prolongement unique s'entoure d'une gaine de myéline à quelque distance du corps cellulaire. Dans *un cas*, Retzius a pu poursuivre le prolongement unique d'une cellule du ganglion jugulaire et du ganglion plexiforme jusqu'au point de bifurcation; « hier ging unter schneller Umbiegung eine schmale myelinhaltige Nervenfaser ab, während der zweite Theilungsarm seinen Verlauf in der Richtung des Ausläufer selbst fortsetze. Der Axencylinder des Ausläufers theilt sich kurz vor der Teilungseinschnurung in einen breiteren Zweig für den gröberen Arm und einen schmäleren für den feineren ».

La même observation a été faite par Retzius chez le chien et chez l'homme; toujours, un des prolongements était plus grêle que l'autre.

Avec la méthode rapide de Golgi nous avons obtenu des réductions démonstratives dans le ganglion plexiforme du chat et du chien nouveau-

nés et dans celui d'un embryon humain de vingt-cinq centimètres. Ici, comme dans les autres ganglions décrits déjà, les cellules nerveuses occupent principalement les couches périphériques, FIG. 5 et 6. Elles sont toutes unipolaires. Leur prolongement unique se dirige vers les parties profondes du ganglion, et, après un trajet d'une longueur variable pour les différentes cellules, il se bifurque en une fibre centrale et une fibre périphérique. Mais, tandis que dans le ganglion du trijumeau les deux branches de bifurcation ont assez souvent le même volume, ici, d'une façon presque constante, un des prolongements est beaucoup plus grêle que l'autre. En orientant bien le ganglion avant d'y pratiquer les coupes, il n'est pas difficile de constater que le prolongement grêle est *toujours* le prolongement central. Nous avons reproduit dans la FIG. 7 quelques cellules nerveuses dessinées à la chambre claire au grossissement d'environ 400 diamètres, pour montrer aussi clairement que possible la manière d'être de ces deux prolongements. Comme cette figure l'indique, le prolongement périphérique gros et quelque peu irrégulier, semble être la continuation directe du prolongement cellulaire unique, tandis que le prolongement central n'apparait que comme une mince fibrille collatérale. C'est dans le ganglion plexiforme, où la différence entre les deux branches de bifurcation est si nettement tranchée, que l'on peut se convaincre facilement de ce fait, que c'est le prolongement interne seul qui possède les véritables caractères morphologiques d'un prolongement cylindraxil.

Le nerf vague ou pneumogastrique est un nerf mixte. Ses fibres motrices ont leur cellule d'origine dans la moelle allongée, ses fibres sensitives naissent toutes du ganglion jugulaire et du ganglion plexiforme. Ces faits ont été démontrés par les obervations embryologiques de His et sont confirmés par nos propres observations, au moins en ce qui concerne le ganglion plexiforme. Avec His nous devons donc considérer ces deux ganglions comme les *noyaux d'origine réelle* de la partie sensitive du nerf de la dixième paire.

Ganglions du nerf acoustique.

Les ganglions du nerf acoustique sont plus difficiles à étudier. Nous avons cependant obtenu des réductions complètes pour les cellules bipolaires du ganglion spiral du limaçon, en même temps que pour les fibres nerveuses qui se terminent dans l'épithélium des taches et dans celui des crêtes acoustiques. C'est en traitant par la méthode rapide de Golgi la

partie centrale de la base du crâne de souris blanches nouveau-nées ou âgées de quelques jours, dans le but de pratiquer des coupes dans le ganglion de Gasser *in situ*, pour mieux distinguer entre le prolongement central et le prolongement périphérique des cellules nerveuses de ce ganglion, que, par pur hasard, nous avons obtenu des réductions dans le nerf acoustique.

Nos préparations montrent en toute évidence que le ganglion spiral du limaçon est formé de cellules nerveuses bipolaires. Le prolongement central de ces cellules bipolaires devient une fibre constitutive du nerf acoustique. Le prolongement périphérique s'engage, au contraire, dans la lame spirale, atteint l'organe de Corti, et s'y termine par des ramifications libres entre les cellules épithéliales. Sur des coupes passant par l'axe même du limaçon cette disposition est nettement visible, FIG. 8 et 9.

Quand la coupe passe, au contraire, horizontalement par la lame spirale elle-même, on voit que la disposition du prolongement périphérique est un peu plus compliquée. Ce prolongement, arrivé à la base de la zone des piliers (Pfeilerzone), se bifurque; les deux branches s'écartent l'une de l'autre, se mèlent aux branches des fibres voisines, de telle sorte que toutes ces fibrilles nerveuses entrelacées forment, en dessous de la zone des piliers, un plexus inextricable. De ce plexus partent alors de fines ramilles qui montent verticalement dans la zone des piliers; les unes se terminent par un petit bouton, en dessous de la zone des cellules ciliées (Haarzellenzone), les autres, au contraire, pénètrent jusque dans cette zone et s'y terminent par des ramifications courtes entre les cellules.

Dans la plupart de nos préparations ces prolongements périphériques étaient séparés de leur cellule d'origine, FIG. 10. Quelquefois cependant la coupe passe aussi par le ganglion spiral; on voit alors nettement que chaque fibrille nerveuse n'est pas le prolongement direct d'une cellule bipolaire, mais que le prolongement périphérique de ces cellules se bifurque souvent à la base de la lame spirale, ou bien émet des branches collatérales qui traversent la lame spirale pour arriver à l'épithélium de l'organe de Corti, FIG. 11.

Dans l'épithélium des taches acoustiques (*Maculae acusticae*) et dans celui des crêtes acoustiques (*Cristæ acusticæ*), nous avons trouvé également des ramifications terminales de fibres nerveuses; malheureusement, nous n'avons pas encore pu poursuivre celles-ci jusqu'à leur cellule d'origine.

Nulle part nous n'avons trouvé une cellule épithéliale en continuité directe avec une fibre nerveuse.

Ces résultats incomplets n'étaient pas destinés à être publiés. Nous étions d'avis de faire encore de nouvelles recherches afin de découvrir aussi complétement que possible le mode de terminaison périphérique des fibrilles nerveuses acoustiques. Mais nous avons reçu, il y a quelques jours, par une gracieuse attention de l'auteur, le magnifique volume de Retzius : *Biologische Untersuchungen*, Neue Folge, III, 1892, dans lequel notre savant collègue de Stockholm a consacré un chapitre à l'étude du mode de terminaison des fibres du nerf acoustique. Quoique nos observations aient été faites indépendamment de celles de Retzius, nous reconnaissons cependant volontiers au professeur de Stockholm, la pleine priorité des faits qu'il a observés, et nous ne donnons nos observations que comme une simple confirmation de quelques-uns de ses résultats. Mieux que tout autre, l'auteur des remarquables recherches sur l'appareil auditif des vertébrés (*Ueber das Gehörorgan der Wirbelthiere*, 1884) était à même d'entreprendre, avec la méthode de Golgi, la solution d'un problème aussi difficile.

Retzius a étudié les terminaisons du nerf acoustique chez des embryons de poulet à des époques différentes du développement et chez des souris nouveau-nées et âgées de quelques jours. Dans les taches et dans les crêtes acoustiques, il a mis en évidence des fibres nerveuses quelque peu variqueuses qui pénètrent dans l'épithélium jusque un peu en-dessous de la zone des cellules ciliées (Haarzellen); elles présentent à ce niveau un épaississement noueux et se divisent en un grand nombre de ramilles qui se terminent librement entre les cellules épithéliales. Retzius a poursuivi ces fibres nerveuses à travers la paroi conjonctive jusqu'au niveau des cellules bipolaires, dont ces fibres étaient les prolongements périphériques.

Une question plus importante est celle du mode de terminaison des fibres nerveuses dans le limaçon.

Ces fibres sont complétement développées chez la souris âgée de huit à dix jours. Voici comment Retzius décrit ces fibres acoustiques après leur passage à travers la lame spirale :

« Man sieht dieselben nunmehr nach dem Austritt aus den Löchern der Habenula perforata sich theilen und einen Ast spiralig nach jeder Seite senden; zuweilen biegt sich jedoch die gange Faser ohne Theilung nur nach einer Seite hin um. Von diesen spiralig zwischen den inneren Cortischen Pfeilerzellen nach innen gehenden Fasern, welche indessen gewöhnlich nur

eine kurze Strecke verlaufen, etwa 4-6 Pfeilerzellen passiren, entspringen mehrere feine Aesten von denen einige sehr feine nach oben, zu den inneren Haarzellen gehen, um sie zu umstricken; von dem aüsseren Umfang der Fasern gehen etwa 3-6 Aeste aus, welche in ziemlich gleichen Entfernungen und einander parallel nach aussen hin verlaufen (FIG. 5 et 6 de la PL. XII du livre de RETZIUS. Tous ces détails sont nettement visibles sur nos FIG. 10 et 11). Diese Aeste passiren zwischen den Pfeilerzellen durch den Tunnelraum und erreichen die aüssere Haarzellenregion. Während dieser Passage theilen sie sich zuweilen dichotomisch, wonach die beiden Aeste unter spitzem Winkel weiter nach aussen ziehen. Nachdem sie die aüssere Pfeilerzellenreihe erreicht haben, biegen sich einige Fasern seitwärts um, theilen sich dichotomisch und bilden unter den Haarzellenreihen ein Geflecht von rundlich-ovalen Maschen, deren feine varicöse Faserchen hier und da frei auslaufen und endigen. Andere Fasern laufen durch die Haarzellenregion radiirend hinaus (la fibre horizontale à droite de notre FIG. 10), wobei sie sich jedoch in der Regel seitwärts umbiegen und bald, nach innen von der ersten Zellenreihe, eine weite Strecke weiter laufen; bald ziehen sie zwischen der ersten und zweiten Zellenreihe, bald zwischen der zweiten und dritten, bald endlich nach aussen von der dritten, um eine mehr oder weniger weite Strecke zu verlaufen. Hierbei biegen sie in der Regel zuerst einmal zwischen zwei Zellenreihen ein und laufen ein wenig zwischen ihnen, dann biegen sie sich wieder nach aussen hin und passiren die folgende Zellenreihe, um noch eine kurze Strecke zwischen ihr und die nächstfolgenden zu laufen; dann ziehen sie endlich wieder oft nach aussen hin und biegen in den Raum zwischen der zweiten und dritten Zellenreihe ein, wo sie spiralig eine mehr oder weniger weite Strecke ziehen. Zuletzt, nachdem die Fasern eine Anzahl von 20-30 Haarzellen der letzten Reihe in dieser Weise passirt haben, biegen sich ihre verfeinerten varicösen Enden wieder nach innen um, verästelen sich ein oder zweimal und umstricken die zunächst gelegenen Haarzellen. -

Nous avons tenu à reproduire textuellement cette longue et minutieuse description de RETZIUS, parce qu'elle s'applique entièrement aux fibres nerveuses telles que nous les avons reproduites dans nos FIG. 10 et 11. Entre la description de RETZIUS et nos figures il n'y a qu'une seule différence, c'est que dans nos réductions nous n'avons pas obtenu la terminaison des fibres spirales qui courent entre les rangées de cellules ciliées. De plus, dans nos préparations les fibres réduites étaient tellement abondantes

qu'elles formaient plexus, en s'entrelaçant, immédiatement en-dessous de la zone des piliers.

Ces fibres nerveuses ainsi décrites par RETZIUS ne sont que les prolongements périphériques des cellules nerveuses du ganglion spiral, situé à la base de la lame spirale.

Des observations de RETZIUS et des nòtres nous pouvons conclure que les fibres nerveuses de l'organe de CORTI ne sont que les prolongements périphériques de cellules nerveuses bipolaires Les cellules ciliées ne sont donc pas des cellules nerveuses et ne peuvent être considérées comme les homologues des cellules bipolaires de la muqueuse olfactive. Les homologues des cellules olfactives sont les cellules bipolaires du ganglion spiral. Et, de même que les fibres du nerf olfactif ont leur *origine réelle* ou leur cellule d'origine dans la muqueuse olfactive, et leur terminaison dans le bulbe olfactif, de même aussi les fibres du nerf acoustique ont leur *origine réelle* dans les cellules bipolaires des ganglions périphériques, et leur terminaison dans les noyaux acoustiques du tronc cérébral, ainsi que KÖLLIKER l'a démontré au congrès des anatomistes à Munich.

CONCLUSIONS.

De cette étude de quelques-uns des ganglions situés sur le trajet des nerfs cérébraux, il résulte clairement :

1° Que les ganglions du trijumeau, du glosso-pharyngien et du vague sont comparables en tous points aux ganglions spinaux. On peut leur appliquer à la lettre toutes les conclusions que nous avons formulées à la fin du premier chapitre.

2° Que le ganglion spiral du nerf acoustique est comparable aussi à un ganglion spinal. Mais les cellules nerveuses du ganglion spiral ont conservé, d'une façon permanente, la forme de cellules bipolaires, forme qu'elles ne possèdent que temporairement dans les autres ganglions cérébro-spinaux des vertébrés (les poissons exceptés).

EXPLICATION DES FIGURES

FIG. **1.** Ganglion spinal d'un embryon de canard au vingtième jour d'incubation; *rac. post.* : racine postérieure; *rac. ant.* : racine antérieure; *n. pér.* : nerf périphérique.

FIG. **2.** Ganglion spinal d'une souris blanche nouveau-née; *rac post.* : racine postérieure; *n. pér.* : nerf périphérique.

FIG. **3.** Ganglion de GASSER d'une souris blanche nouveau-née; *c* : centre; *p* : périphérie.

FIG. **4** A. Cellules du ganglion de GASSER d'une souris blanche nouveau-née.

FIG. **4** B. Cellules du ganglion de GASSER d'un chien nouveau-né.

FIG. **5.** Ganglion plexiforme d'un chien nouveau-né; *c* : centre; *p* : périphérie.

FIG. **6.** Ganglion plexiforme d'un chat nouveau-né; *c* : centre; *p* : périphérie.

FIG. **7.** Cellules nerveuses du ganglion plexiforme d'un chat nouveau-né.

FIG. **8** A. Coupe du limaçon d'une souris blanche âgée de quelques jours.

FIG. **8** B. Cellules bipolaires du ganglion spiral d'une souris blanche âgée de quelques jours.

FIG. **9.** Même coupe que celle de la FIG. **8** A,

FIG. **10.** Coupe horizontale de la lame spirale d'une souris blanche âgée de 10 jours, montrant les prolongements périphériques des cellules bipolaires du ganglion spiral.

FIG. **11.** Coupe horizontale de la lame spirale d'une souris blanche âgée de 10 jours, avec quelques cellules bipolaires.

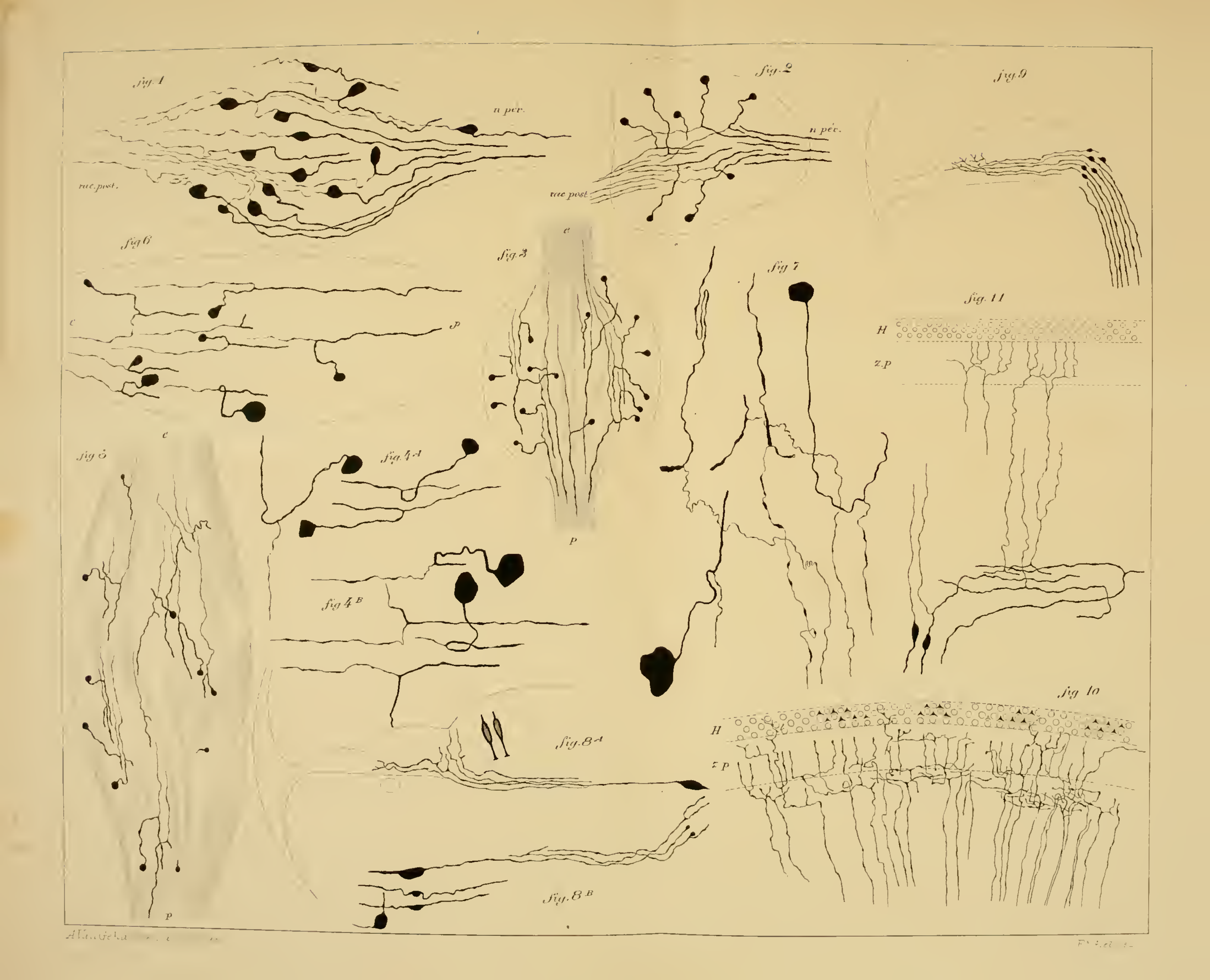


fig. 1
n. per.
rac. post.
fig. 2
n. per.
rac. post.
fig. 9
fig 6
c
p
fig. 3
c
p
fig 7
fig. 11
H
z.p
fig 5
c
p
fig. 4 A
fig 4 B
fig 10
H
z p
fig. 8 A
fig. 8 B

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LES

GANGLIONS CÉRÉBRO-SPINAUX

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN

(*Mémoire déposé le* 1 *août* 1892.)

NOUVELLES RECHERCHES

SUR LES

GANGLIONS CÉRÉBRO-SPINAUX

Dans notre dernier travail sur les ganglions cérébro-spinaux (1), un examen assez complet des principaux travaux publiés sur ce sujet et quelques observations personnelles nous ont permis de conclure que les ganglions spinaux des vertébrés sont, en réalité, formés d'éléments nerveux identiques. La différence morphologique qui sépare les cellules bipolaires des poissons des cellules unipolaires des autres vertébrés est plus apparente que réelle. Les ganglions spinaux de tous les vertébrés sont formés primitivement de cellules bipolaires. Cette forme se maintient d'une façon définitive chez les poissons, tandis qu'elle n'existe que temporairement chez les autres vertébrés. Chez ceux-ci, les cellules bipolaires se transforment en cellules unipolaires par le rapprochement des deux pôles et par la fusion, sur une étendue plus ou moins considérable, des deux prolongements primitivement indépendants. Les cellules bipolaires ne constituent donc qu'un stade d'évolution des cellules unipolaires.

Des deux prolongements que possède toute cellule d'un ganglion spinal, le plus gros devient le cylindre-axe d'une fibre nerveuse périphérique; l'autre, généralement plus grêle, entre dans la racine postérieure,

(1) A. Van Gehuchten : *Contribution a l'étude des ganglions cérébro-spinaux;* Bulletins de l'Académie des Sciences de Belgique, août, 1892. — Voir aussi : La Cellule, t VIII, 2e fascicule, 1892.

pénètre dans la substance blanche du cordon postérieur, s'y bifurque en une branche ascendante et une branche descendante, et celles-ci, de même que leurs collatérales, vont se terminer librement dans la substance grise.

Parmi les nombreux ganglions situés sur le trajet des nerfs cérébraux, nous avons étudié spécialement le ganglion de Gasser du trijumeau, le ganglion pétreux du glosso-pharyngien, le ganglion plexiforme du pneumogastrique et le ganglion spiral de la branche limacéenne du nerf acoustique. Nous avons démontré, à l'aide des réductions obtenues par la méthode rapide de Golgi, que tous ces ganglions sont comparables aux ganglions spinaux : comme ceux-ci, ils sont formés d'éléments nerveux, unipolaires ou bipolaires, pourvus de deux prolongements dont l'un est destiné à se terminer dans l'axe cérébro-spinal, tandis que l'autre se rend à la périphérie.

Depuis que ce travail a été envoyé à l'Académie des sciences de Belgique, le 4 juin 1892, nous avons continué nos recherches sur la structure des différentes parties de l'axe cérébro-spinal. Nous nous sommes occupé d'une façon toute spéciale de la structure si compliquée de la moelle allongée et de la protubérance annulaire. Ces recherches sont loin d'être terminées. Nous avons cependant obtenu des résultats assez complets sur la manière de se comporter des nerfs périphériques sensitifs à leur entrée dans le tronc cérébral, et sur les cellules radiculaires ou les noyaux d'origine réelle des nerfs moteurs. Nous allons les résumer en quelques mots.

Conformément aux observations de Kölliker, nous avons trouvé que les cylindre-axes des fibres nerveuses motrices des différents nerfs crâniens ne sont que les prolongements cylindraxils de cellules nerveuses radiculaires situées dans le tronc cérébral. Pour la plupart des nerfs crâniens le prolongement cylindraxil se rend directement de la cellule d'origine dans le nerf périphérique. Les réductions que nous avons obtenues jusqu'ici étaient quelque peu incomplètes. Elles nous ont cependant permis de vérifier ce fait, chez des embryons de canard et des embryons de poulet, pour les cellules radiculaires de l'hypoglosse, du spinal, du pneumo-gastrique, du glosso-pharyngien, du facial, de l'oculo-moteur externe et du trijumeau. Chez le canard et le poulet, les cellules radiculaires du facial sont situées en avant et en dehors des cellules radiculaires des fibres nerveuses de la sixième paire. Leur prolongement cylindraxil se dirige d'abord vers le plancher du quatrième ventricule, puis se recourbe sur lui-même pour atteindre l'origine apparente; mais dans ce trajet il reste toujours en dehors du noyau d'origine du nerf de la sixième paire, et n'affecte pas avec ce dernier les rapports intimes qu'il présente chez l'homme.

Nous n'avons pas encore obtenu la réduction des cellules radiculaires du pathétique. Par contre, chez des embryons de canard du dix-septième jour d'incubation, nous avons trouvé une disposition spéciale pour les prolongements cylindraxils des cellules radiculaires du nerf oculo-moteur commun. Ces cellules radiculaires, très volumineuses, sont situées entre l'aqueduc de Sylvius et le faisceau longitudinal postérieur. Le prolongement cylindraxil, né du corps cellulaire ou bien de la base d'un des prolongements protoplasmatiques, se dirige en avant. Pour un certain nombre de cellules radiculaires il se rend *directement* dans le nerf périphérique du même côté, conformément à la disposition générale des autres nerfs moteurs. Il y a cependant un grand nombre de cellules radiculaires dont le prolongement cylindraxil se comporte d'une façon spéciale. Au lieu de se rendre dans le nerf périphérique du même côté du corps, ces prolongements passent la ligne médiane, s'entrecroisent avec ceux venant des cellules radiculaires du côté opposé et se rendent alors dans le nerf périphérique.

Il existe donc, chez le canard, un entrecroisement partiel pour les fibres nerveuses qui proviennent des noyaux d'origine réelle des nerfs de la troisième paire, c'est-à-dire un entrecroisement partiel pour les prolongements cylindraxils des neuromes moteurs périphériques.

Nous avons constaté, sur ces mêmes coupes, que les fibres du faisceau longitudinal postérieur émettent, au niveau du noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun, un grand nombre de collatérales; celles-ci viennent se terminer par des arborisations libres entre les prolongements protoplasmatiques des cellules radiculaires du nerf de la troisième paire.

Pour les nerfs crâniens sensibles nous pouvons confirmer le fait signalé déjà par Kölliker et Held : un grand nombre des fibres nerveuses qui les constituent se bifurquent à leur entrée dans le tronc cérébral et se comportent ainsi comme les fibres des racines postérieures des nerfs spinaux. Nous publierons bientôt en détail tous ces résultats avec des figures à l'appui.

Dans le cours de ces recherches, nous avons obtenu également de superbes réductions sur un certain nombre de ganglions cérébro-spinaux, et nous y avons trouvé quelques particularités nouvelles qui méritent d'être signalées.

La liste des travaux publiés sur les ganglions spinaux était, dans notre dernier travail, quelque peu incomplète. Nous avons oublié de signaler un article de Ranvier paru en 1882, un article de Kölliker et un autre de Retzius, et nous n'avions pas du tout connaissance des travaux de Arndt,

de Stiénon et de Hans Daae. Afin de compléter la partie bibliographique de notre travail nous donnerons une courte analyse de ces publications.

Enfin, une étude comparée des cellules bipolaires des différents éléments nerveux sensitifs nous éclairera, croyons-nous, sur la véritable signification physiologique du prolongement périphérique des cellules des ganglions cérébro-spinaux. Tels sont les trois points qui feront l'objet de ce travail.

I

Rud. Arndt (1) a étudié les cellules nerveuses des ganglions spinaux, du ganglion de Gasser et du ganglion plexiforme dans les différentes classes de vertébrés. Il admet que partout ces cellules sont bipolaires; plusieurs d'entre elles seraient même multipolaires. « Die ausgesprochenste Bipolarität spinaler Ganglienkörper die für die Fische von R. Wagner und Bidder schon längst erwiesen, halte ich somit für alle Thierclassen als ausgemacht. Ich halte es für beinahe ebenso unzweifelhaft dass auch etliche dieser Ganglienkörper multipolar sind (2) ». Il ne veut pas se prononcer sur la question de savoir si des cellules unipolaires existent ou n'existent pas, mais, pour lui, le plus grand nombre des cellules unipolaires que l'on obtient par dissociation sont des productions artificielles.

Les deux prolongements qui proviennent des cellules nerveuses des ganglions cérébro-spinaux naissent en des points très rapprochés. Le plus souvent, ils ont tous les deux la direction périphérique. Quelquefois aussi ils se dirigent en sens contraire. Il pense cependant que les deux prolongements vont toujours à la périphérie, et que les cellules bipolaires doivent ainsi être considérées comme des appareils destinés aux réflexes (Reflexapparate). Comme les cellules unipolaires n'ont qu'un seul prolongement, il croit que ce prolongement se termine librement dans le ganglion, par suite d'un développement anormal. Il admet aussi l'existence de cellules apolaires, mais également comme le résultat d'un développement anormal.

Stiénon (3) a recherché la structure des ganglions spinaux chez les mammifères, les oiseaux, les reptiles et les batraciens. Partout il a trouvé, par dissociation, des cellules unipolaires et des divisions de fibres nerveuses

(1) Rud. Arndt : *Untersuchungen über die Ganglienkorper der Spinalganglien*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11, pp. 140-168, 1875.

(2) Arndt : Loc. cit., p. 148.

(3) Stiénon : *Recherches sur la structure des ganglions spinaux chez les vertébrés supérieurs*; Annales de l'Université de Bruxelles, t. 1. pp. 147-163, 1880.

grosses et fines. Deux fois chez la grenouille et une fois chez le chien, il a vu le prolongement unique se bifurquer; cette division de fibre présentait tous les caractères des fibres en T, vues par lui dans *tous* les ganglions étudiés. En examinant les cellules pourvues d'un prolongement unique, il a pu se convaincre « que beaucoup d'entr'eux ne sont que des produits artificiels : ils proviennent de la rupture de la fibre divisée au niveau de sa bifurcation ; lorsqu'on est prévenu de la division possible de ces filaments, il n'est pas difficile d'en retrouver les vestiges dans un grand nombre de prolongements simples. »

De ces recherches il semble donc résulter que la bifurcation du prolongement unique se faisait, aux yeux de Stiénon, plus souvent qu'on ne l'admettait jusqu'alors. Cependant, malgré tous ses efforts pour résoudre le problème, Stiénon arrive à une seule conclusion certaine, à savoir : « des fibres bifurquées peuvent être en rapport avec des cellules nerveuses »; mais il n'est pas encore « en mesure de décider si cette disposition est la règle, si tous les prolongements des cellules présentent la forme en T ».

Pour arriver à une conclusion plus décisive, il a fait, chez la grenouille et chez le chien, la numération des fibres nerveuses d'un nerf spinal. Il a compté séparément en dedans du ganglion les fibres des racines sensitives et motrices, puis, en dehors du ganglion, les fibres du nerf mixte. Conformément aux résultats obtenus déjà par Holl, il a trouvé que le nombre des fibres nerveuses est le même en dedans et en dehors du ganglion. Il en conclut, à juste titre, que le nombre des fibres nerveuses n'augmente pas dans la racine sensitive après son passage dans le ganglion. Et, comme la section des racines sensitives entre le ganglion et la moelle épinière ne lui donne pas des fibres en dégénérescence dans le nerf périphérique, il en conclut, jusqu'à preuve du contraire, « qu'en réalité toutes les fibres contractent les mêmes rapports avec les cellules des ganglions ».

Dans son article publié en 1882, Ranvier (1) abandonne l'hypothèse émise par lui en 1875, à savoir que plusieurs cellules ganglionnaires étaient branchées sur le prolongement afférent d'un tube en T, hypothèse à laquelle « il était arrivé en constatant que les tubes nerveux qui se dégagent des cellules ganglionnaires ont en général un diamètre inférieur à celui des

(1) Ranvier : *Sur les ganglions cérébro-spinaux*; Comptes rendus de Paris, t. 95, pp. 1165-1168, 1882.

branches du tube en T „. En fixant les ganglions par le bichromate d'ammoniaque ou le liquide de Müller, et en colorant les coupes par le picrocarmin, il a pu constater que, dans les tubes en T qu'ils forment, les cylindre-axes se rencontrent sous des angles variables. Le cylindre-axe de la branche efférente possède en général un diamètre supérieur à celui des deux autres, comme s'il résultait de leur fusion. Le fait de la *bifurcation* du prolongement unique, relevé d'abord par AXEL KEY et RETZIUS, et sur lequel RETZIUS surtout avait insisté d'une façon spéciale, se trouve donc confirmé, en 1882, par STIÉNON et par RANVIER.

HANS DAAE (1) a étudié, en 1888, sous la direction de FLEMMING, les cellules des ganglions spinaux du cheval et est arrivé à des résultats qui sont tout à fait en désaccord avec tout ce qui a été publié sur les éléments des ganglions spinaux. D'après les observations de HANS DAAE, les cellules des ganglions spinaux du cheval sont unipolaires, mais en ce sens seulement qu'elles se trouvent en relation avec *une seule* grosse fibre nerveuse. Pour quelques éléments, cette fibre nerveuse est simple et se continue directement avec la cellule d'origine : c'est là une véritable cellule unipolaire, telle qu'elle a été décrite jusqu'ici par presque tous les auteurs. Mais, pour le plus grand nombre des éléments, la disposition est plus compliquée. Le prolongement unique, en se rendant vers la cellule d'origine, se divise en plusieurs fibres myéliniques fines et contournées, dont le nombre varie de deux à sept. Ces fibres contournées en peloton forment ce qu'il appelle le *Faserknäuel*. De ces fibres enroulées partent alors un nombre variable de fibres terminales, qui perdent leur gaîne de myéline et qui vont se continuer avec le corps cellulaire. Il donne à ces fibres myéliniques plus grêles le nom de fibres d'origine : *Ursprungsfasern*.

Si ces fibres d'origine ne sont qu'au nombre de deux, la cellule est bipolaire. Si ce nombre est plus considérable la cellule est multipolaire. Mais que la cellule soit bipolaire ou multipolaire, les fibres d'origine finissent par se réunir ensemble et par produire un tronc unique qui va alors présenter la division en T.

Ces observations de HANS DAAE se trouvent entièrement isolées dans la littérature. On doit, semble-t-il, les accueillir avec quelque défiance, car l'auteur avoue lui-même qu'il lui a été impossible de voir la relation directe et intime qui existe entre ces prolongements multiples et

(1) HANS DAAE : *Zur Kenntniss der Spinalganglienzellen beim Säugethiere*; Arch. f. mikr. Anat., Bd. 31, pp. 223-235, 1888.

le corps de la cellule. « Diese Zusammenhänge mit der Zelle, dit-il, sind nun freilich theils durch die Faserknäuel selbst, theils durch die dichtkernige Kapsel sehr oft mehr oder weniger verdeckt, sodass man nur selten mit einiger Sicherheit auf ihre Anzahl schliessen kann. Doch habe ich in einer Anzahl von Fällen bestimmt gesehen, dass zwei, drei bis vier Fasern der intracapsulären Verzweigung unter plötzlichem Abbrechen der Markscheide unmittelbar an der Peripherie der Ganglienzelle aufhören. Die feineren Verhältnisse des Zusammenhanges dieser Fasern mit der Zellsubstanz lassen sich bei der benutzten Methode nicht ermitteln, weil dabei sowohl der Axencylinder als der Zellkörper zu blass erscheinen ». D'ailleurs, en examinant les figures qui accompagnent le travail de HANS DAAE, il n'est pas possible de dire s'il existe quelque relation immédiate entre les fibres nerveuses et les cellules qu'il représente.

La figure 10, par exemple, signalée par DAAE comme devant prouver la continuation directe des fibres nerveuses avec la cellule d'origine, ne prouve rien, car cette cellule ne possède qu'un seul prolongement.

Dans une communication préliminaire publiée dans l'Anatomischer Anzeiger, KÖLLIKER(1) résume en quelques mots les résultats de ses recherches sur la structure interne de la moelle allongée. Pour les nerfs craniens sensitifs, il admet avec HIS que les fibres qui les constituent ont leur origine en dehors de l'axe cérébro-spinal dans les ganglions situés sur le trajet de ces nerfs, et que ces fibres sensitives trouvent plutôt dans le tronc cérébral leur terminaison. Nos recherches sur les ganglions cérébraux ont pleinement justifié ce résultat pour la partie sensitive du trijumeau, du glosso-pharyngien et du vague, et pour tous les éléments de la huitième paire des nerfs craniens.

RETZIUS (2) a été le premier à confirmer, chez un embryon de chat, à l'aide de la méthode de GOLGI, l'existence des cellules bipolaires découvertes par HIS chez l'embryon humain.

II.

Les cellules nerveuses qui entrent dans la constitution des ganglions spinaux sont extrêmement variables de volume. D'après les mensurations de KÖLLIKER, leur diamètre varie de 29 à 60 μ.

(1) KÖLLIKER : *Der feinere Bau des verlängerten Markes*. Eine vorläufige Mitteilung ; Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, pp. 427-431, 1891.

(2) RETZIUS : *Zur Kenntniss der Ependymzellen der Centralorgane*; Verhandl. des biologischen Vereins in Stockholm, 1891, pp. 103-116.

Des mensurations faites par Helene Koneff(1), il résulte que, dans les ganglions spinaux du renard, la largeur des cellules oscille entre 32 et 100 μ, et leur longueur entre 43 et 104 μ; chez le bœuf la largeur des cellules varie de 57 à 122 μ, et la longueur de 57 à 144 μ. Cette différence de volume s'observe aussi dans les cellules colorées en noir par le chromate d'argent. Nous avons reproduit, dans les fig. 1 et 2, deux ganglions spinaux de souris blanche nouveau-née; on y voit clairement que, si la plupart des cellules nerveuses ont un volume peu variable, il en existe cependant quelques-unes qui sont beaucoup plus petites que les autres : témoins les cellules *a*. Ces éléments grêles sont pourvus d'un prolongement unique, très fin et très délicat, qui se comporte comme le prolongement unique des autres cellules du ganglion : après un trajet d'une longueur variable, il se bifurque en donnant naissance à un prolongement central et à un prolongement périphérique.

Le prolongement externe des cellules des ganglions spinaux devient le cylindre-axe d'une fibre périphérique; il se rend soit dans la branche ventrale, soit dans la branche dorsale du nerf spinal. Telle est la disposition ordinaire. Une fois, cependant, chez un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation, nous avons vu une fibre d'un ganglion spinal se bifurquer au point de division du nerf spinal, et envoyer un cylindre-axe dans la branche ventrale et un autre dans la branche dorsale. Nous avons reproduit cette fibre bifurquée dans la fig. 3 *a*. Malheureusement la cellule d'origine n'était pas réduite. Nous croyons cependant que cette fibre représente le prolongement externe d'une cellule bipolaire.

Nous avons fait ressortir, dans notre dernier travail, que, des deux branches qui proviennent du prolongement unique, la branche destinée à l'axe cérébro-spinal est, dans l'immense majorité des cas, beaucoup plus grêle que la branche périphérique. Ce fait ne constitue cependant pas une règle absolue pour les cellules des ganglions spinaux. Plus d'une fois, nous avons trouvé les deux branches de bifurcation d'égale épaisseur, fig. 4 A, ainsi que cela s'observe aussi dans certains ganglions cérébraux (2). Il y a plus : dans quelques cas rares, la branche centrale nous a paru plus épaisse que la branche périphérique, fig. 4 B. Comme, dans toutes nos coupes, le ganglion spinal était maintenu en relation avec la moelle épinière, il nous

---

(1) Helene Koneff : *Beiträge zur Kenntniss der Nervenzellen in den peripheren Ganglien*; Bern, 1886.

(2) A. Van Gehuchten : *Contribution à l'étude des ganglions cérébro-spinaux*; Bulletins de l'Académie des Sciences de Belgique, août, 1892. — La Cellule, t. VIII, 2e fascicule, 1892.

était facile de distinguer entre le prolongement central et le prolongement périphérique.

Chez l'embryon de poulet et chez l'embryon de canard, les cellules sont nettement opposito-bipolaires jusque vers le douzième jour d'incubation. Chez l'adulte, au contraire, elles sont toutes unipolaires. C'est à partir du douzième jour d'incubation, que commence la transformation des cellules opposito-bipolaires en cellules gémino-polaires, par le rapprochement insensible des deux prolongements primitifs, puis en cellules unipolaires, par la fusion, sur une certaine étendue, de ces deux prolongements en un prolongement unique. Nous avons représenté dans la FIG. 5 quelques-uns des stades par lesquels passent les cellules opposito-bipolaires pendant leur transformation en cellules unipolaires; ils indiquent clairement la marche du processus. Ces cellules proviennent d'un ganglion spinal d'un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation. La même transformation s'opère dans des ganglions du trijumeau, du glosso-pharyngien et du pneumogastrique chez les oiseaux et chez les mammifères. La FIG. 6 représente quelques-uns des stades de cette transformation dans le ganglion de GASSER d'un embryon de canard au treizième jour d'incubation. Sur les cellules de la FIG. 7, qui proviennent du ganglion de GASSER d'un embryon de cobaye, on voit comment le prolongement unique, d'abord court et épais, s'allonge insensiblement, en même temps qu'il se rétrécit et qu'il devient un peu tortueux.

Outre les cellules nerveuses bipolaires ou unipolaires et les fibres nerveuses qui en proviennent, RAMON Y CAJAL signale encore, dans le ganglion spinal, l'existence de fibres d'origine sympathique, venant se terminer par des nids péricellulaires autour du corps des cellules nerveuses. Dans les nombreuses préparations de ganglions spinaux et de ganglions cérébraux que nous avons étudiées, et dans lesquelles la réduction nous semblait avoir réussi à merveille, nous n'avons jamais eu la bonne fortune de voir les nids péricellulaires signalés par RAMON Y CAJAL. Sur plusieurs d'entre elles, la chaîne ganglionnaire du sympathique était réduite en même temps que les ganglions spinaux, et plus d'une fois nous avons pu poursuivre les fibres nerveuses du sympathique jusque dans le ganglion spinal; mais, arrivées là, ces fibres se recourbaient sur elles-mêmes et quittaient le ganglion pour entrer soit dans la branche ventrale, soit dans la branche dorsale du nerf périphérique, ainsi que nous l'avons représenté dans la FIG. 2, *symp.*

Loin de nous cependant la pensée de mettre en doute l'exactitude des

observations de RAMON Y CAJAL. Tous ceux qui ont travaillé avec la méthode de GOLGI savent, aussi bien que nous, combien les résultats qu'elle donne sont inconstants. Nous voulons simplement constater la non réussite de nos recherches sur ce point en particulier, convaincu d'ailleurs qu'avec la méthode de GOLGI, plus encore qu'avec n'importe quelle autre méthode, un résultat négatif ne peut avoir aucune valeur.

Pour le ganglion de GASSER du trijumeau, nous avons obtenu des réductions démonstratives chez un embryon de cobaye, FIG. 8, et chez un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation, FIG. 9 et 10.

La coupe représentée dans la FIG. 9 est intéressante sous plusieurs rapports. Elle passe par la protubérance annulaire en même temps que par les ganglions des deux nerfs trijumeaux. Pour ne pas compliquer la figure, nous n'avons représenté que les parties qui intéressent le nerf de la cinquième paire. A gauche, le ganglion de GASSER seul a été sectionné, ses cellules présentent toutes les formes intermédiaires entre une cellule opposito-bipolaire et une cellule unipolaire. Le prolongement périphérique de chaque cellule nerveuse entre comme élément constitutif dans une des branches du nerf périphérique, tandis que le prolongement central prend part à la constitution de la racine sensitive et entre dans la protubérance annulaire. Là, un grand nombre de ces fibres se bifurquent en donnant naissance à une branche ascendante et à une branche descendante.

Ces branches ascendantes et descendantes vont constituer dans l'axe cérébro-spinal ce qu'on a toujours appelé jusqu'ici racine descendante et racine ascendante du nerf de la cinquième paire, ainsi que KÖLLIKER et HELD (1) l'ont déjà signalé.

Toutes les fibres nerveuses de la portion sensitive du trijumeau ne présentent pas cependant cette bifurcation à leur entrée dans le tronc cérébral; un grand nombre d'entre elles se recourbent toutes entières en bas et entrent dans la constitution de la racine ascendante; celle-ci devient ainsi une véritable racine *descendante*. Au moment où ces fibres se recourbent elles émettent des branches collatérales qui finissent par des ramifications terminales dans la substance grise voisine. Nous avons représenté quelques-unes de ces fibres dans la FIG. 10, *rac. sens.*.

(1) HELD : *Die Endigungsweise der sensiblen Nerven im Gehirn*; Archiv f. Anat und Phys., Anat Abth., pp. 33-39, 1892.

A droite sur la FIG. 9, les éléments nerveux du ganglion de GASSER sont réduits également. On y voit de plus la racine antérieure ou motrice du nerf trijumeau, *rac. mot.*. Les fibres qui forment cette racine motrice ne sont que les prolongements cylindraxils de cellules nerveuses situées dans le tronc cérébral. Ces *cellules radiculaires* de la partie motrice du trijumeau sont des cellules multipolaires, pourvues d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiques qui se ramifient principalement dans les parties profondes de l'axe cérébro-spinal, ainsi que le montre la FIG. 10, *rac. mot.*. Le prolongement cylindraxil, né du corps cellulaire ou de la base d'un de ses prolongements protoplasmatiques, sort du tronc cérébral et va devenir le cylindre-axe d'une fibre nerveuse motrice périphérique. Nous n'avons jamais vu ce prolongement cylindraxil émettre des branches collatérales avant sa sortie du tronc cérébral.

Quant au nerf acoustique, nous avons pu poursuivre jusqu'aux cellules bipolaires dont elles proviennent, les fibres nerveuses qui se terminent dans l'épithélium des taches et des crêtes acoustiques, chez l'embryon de canard au vingtième jour d'incubation et chez des embryons de cobaye. Nous avons représenté dans la FIG. 11 quelques-unes des ramifications terminales du prolongement périphérique de ces cellules bipolaires.

III.

Un point qui, dans la structure des éléments nerveux des ganglions cérébro-spinaux, nous semble mériter une attention spéciale c'est le fait, sur lequel nous avons d'ailleurs insisté plus d'une fois, que le prolongement interne ou central des cellules des différents ganglions est, dans l'immense majorité des cas, plus grêle que le prolongement périphérique, tellement que, bien souvent, le prolongement central apparait comme une simple branche collatérale du prolongement unique.

Ce fait, relevé pour la première fois, en 1886, par v. LENHOSSEK sur les ganglions spinaux de la grenouille, a été constaté depuis sur les éléments nerveux des ganglions spinaux des vertébrés supérieurs (RAMON Y CAJAL et VAN GEHUCHTEN) et de quelques ganglions cérébraux chez les oiseaux et les mammifères (VAN GEHUCHTEN). Mais la différence qui existe entre le prolongement central et le prolongement périphérique ne consiste pas seulement dans une différence de volume; elle est, à nos yeux, beaucoup plus profonde et beaucoup plus importante. Ainsi que nous l'avons déjà

signalé pour le ganglion plexiforme du pneumogastrique chez le chien (1), et ainsi que cela se retrouve dans tout ganglion cérébro-spinal, le prolongement périphérique n'est, le plus souvent, que la continuation directe du prolongement unique. Le prolongement central, au contraire, possède des caractères particuliers. Comparé au prolongement nerveux d'une cellule nerveuse à cylindre-axe long de n'importe quelle partie de l'axe cérébro-spinal, il présente seul les caractères particuliers de ce dernier. De sorte que, si des deux branches de bifurcation une seule devait être de nature cylindraxile, *morphologiquement* ce prolongement cylindraxil ne pourrait être que le prolongement central.

Ce fait a acquis une importance spéciale depuis que Ramon y Cajal (2) a émis l'idée que le prolongement périphérique des cellules qui entrent dans la constitution des ganglions spinaux est de nature protoplasmatique.

C'est en comparant les cellules bipolaires des ganglions spinaux de l'embryon de poulet aux cellules bipolaires de la muqueuse olfactive que Ramon y Cajal a proposé cette hypothèse. Les cellules bipolaires olfactives ont un prolongement périphérique et un prolongement central. Tous ceux qui ont étudié les cellules olfactives avec la méthode de Golgi sont unanimes pour reconnaître la nature protoplasmatique au prolongement externe et la nature cylindraxile au prolongement central (Gastri et Castronovo, Ramon y Cajal, Van Gehuchten, Martin, v. Brunn, Retzius). Si les cellules des ganglions spinaux sont les homologues des cellules bipolaires de la muqueuse olfactive, leur prolongement périphérique peut aussi être considéré comme un prolongement protoplasmatique.

En signalant, en 1891, cette idée ingénieuse de Ramon y Cajal, nous avons fait ressortir la grande importance qu'elle pourrait avoir pour établir une distinction sinon morphologique, au moins fonctionnelle entre les prolongements protoplasmatiques et le prolongement cylindraxil. « Les prolongements protoplasmatiques, disions-nous (3), serviraient à la conduction *cellulipète* et le prolongement cylindraxil à la conduction *cellulifuge* ». — » Mais, avons-nous ajouté, pour admettre cette hypothèse il faudrait modifier complétement l'idée que nous avons d'un prolongement protoplasmatique et admettre que ce prolongement peut devenir le cylindre-axe d'une fibre

(1) Van Gehuchten : *La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet*; La Cellule, t. VIII, 1r fasc., 1892.

(2) Ramon y Cajal : *Conexion general de los elementos nerviosos*; La medicina practica, n° 88, Octobre, 1889.

(3) Van Gehuchten : *La structure des centres nerveux : la moelle épinière et le cervelet*; La Cellule, t. VII, 1r fascicule, 20 avril, 1891.

nerveuse, ce qui nous paraît difficile ». Nous étions convaincu à cette époque qu'un prolongement cylindraxil seul pouvait s'entourer d'une gaine de myéline et devenir le cylindre-axe d'un nerf périphérique.

Depuis lors, de nouvelles observations sont venues apporter un appui considérable à l'hypothèse de RAMON Y CAJAL. Tout d'abord, VON LENHOSSEK (1) a découvert ce fait important que, chez le lombric, les cellules qui correspondent aux cellules spinales des vertébrés se trouvent éparpillées entre les cellules épithéliales de l'épiderme. Ce sont des cellules bipolaires, identiques aux cellules olfactives des vertébrés, dont le prolongement périphérique de nature protoplasmatique s'étend jusqu'à la surface libre de la peau et dont le prolongement interne cylindraxil se termine librement dans la chaîne ganglionnaire. RETZIUS (2), dans ses belles recherches sur le système nerveux des *lombricinés* a confirmé pleinement l'importante découverte de VON LENHOSSEK.

Nous-même (3), en étudiant la structure des lobes optiques chez l'embryon du poulet du dix-huitième au vingtième jour d'incubation, nous avons appelé l'attention sur les cellules nerveuses volumineuses de la zone ganglionnaire. Ces cellules sont pourvues d'un prolongement interne cylindraxil et d'un grand nombre de prolongements protoplasmatiqnes périphériques qui traversent toute l'épaisseur du toit optique, pour se terminer par des arborisations libres dans la couche des fibres rétiniennes. Or, ces prolongements protoplasmatiques prennent presque tous les caractères morphologiques d'un prolongement cylindraxil. Ils seraient tout à fait comparables au prolongement périphérique des cellules rachidiennes, s'ils s'entouraient comme ce dernier d'une gaine de myéline.

A ces raisons, que nous avons déjà fait valoir dans un autre travail, nous pouvons encore ajouter les considérations suivantes :

Les recherches récentes de RETZIUS (4) et les nôtres (5) sur les fibres du nerf auditif nous ont fait connaître un stade en quelque sorte intermédiaire

(1) LENHOSSEK : *Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus*, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, pp. 102-136, 1892.

(2) RETZIUS : *Das Nervensystem der Lumbricinen*; Biologische Untersuchungen Neue Folge; III, pp. 1-16, 1892.

(3) VAN GEHUCHTEN : *La structure des lobes optiques chez l'embryon de poulet*; La Cellule, t. VIII, 1r fascicule, 1r février, 1892.

(4) RETZIUS : *Die Endigungsweise der Gehornerven*; Biologische Untersuchungen. Neue Folge, III, pp. 29-36. 1892.

(5) VAN GEHUCHTEN : *Contribution à l'étude des ganglions cérébro-spinaux*; Bulletins de l'Académie des Sciences de Belgique, août, 1892. — La Cellule. t VIII. 2e fascicule, 1892.

entre les cellules olfactives et les cellules spinales. Dans le ganglion spiral du limaçon de l'embryon de poulet, de la souris blanche et du cobaye, nous avons trouvé des cellules bipolaires identiques aux cellules de la muqueuse olfactive et aux cellules bipolaires des ganglions cérébro-spinaux. Ces cellules sont pourvues de deux prolongements. L'un, central et cylindraxil, se termine dans l'axe cérébro-spinal ; l'autre, périphérique, est intermédiaire pour sa longueur entre celui de la cellule olfactive et celui d'une cellule des ganglions cérébro-spinaux, et finit par des ramifications libres et souvent répétées entre les cellules ciliées de l'organe de Corti.

Pour mieux saisir l'analogie, rappelons-nous que les cellules des ganglions spinaux des vertébrés sont, au fond, de véritables cellules bipolaires. Les cellules bipolaires olfactives et auditives représentent donc, en quelque sorte, un stade primitif des cellules spinales.

Enfin, ajoutons ce que nous avons fait ressortir plus haut : dans un grand nombre de cas, le prolongement interne des cellules des ganglions cérébro-spinaux possède à un degré plus accentué que le prolongement périphérique les caractères du prolongement cylindraxil, et tout doute sera levé, nous semble-t-il, sur la véritable signification du prolongement périphérique.

Aussi, nous sommes-nous rallié à l'hypothèse de Ramon y Cajal; nous considérons le prolongement périphérique des cellules nerveuses des ganglions cérébro-spinaux des vertébrés comme un prolongement protoplasmatique qui, à cause de son immense longueur, a pris les caractères morphologiques d'un prolongement cylindraxil et qui, de plus, s'est entouré d'une gaine protectrice de myéline.

Ainsi que nous l'avons fait remarquer au dernier Congrès des anatomistes à Vienne, cette façon de considérer les cellules nerveuses des ganglions cérébro-spinaux fait rentrer dans le même type tous les éléments nerveux sensitifs périphériques. Il n'existe pas, bien qu'on l'ait cru pendant longtemps, différents modes de terminaisons nerveuses sensitives périphériques : les uns par des ramifications libres et les autres par des cellules spéciales. Tous les éléments nerveux sensitifs périphériques se comportent d'une façon identique, tous se réduisent à des cellules bipolaires pourvues d'un prolongement central et d'un prolongement périphérique. La seule et unique différence que ces neurones (Waldeyer) sensitifs présentent entre eux réside dans la place qu'occupe la cellule de l'élément nerveux.

Pour l'olfaction, le corps de l'élément nerveux se trouve dans la muqueuse olfactive elle-même. D'après les recherches de Fusari et de Panasci,

les éléments nerveux gustatifs ont leur cellule dans les bulbes gustatifs. En ce qui concerne l'appareil auditif, au contraire, l'élément bipolaire se rencontre plus profondément dans le ganglion spiral. Enfin, quant aux nerfs qui président à la sensibilité ordinaire, l'élément bipolaire est situé dans un ganglion cérébro-spinal. Tous ces éléments sensitifs sont pourvus d'un prolongement périphérique plus ou moins long qui se termine librement dans un épithélium périphérique. Dans les cellules olfactives et les cellules gustatives, il est court et indivis ; il devient plus long et ramifié dans les cellules auditives ; enfin, il atteint sa plus grande longueur et étend ses ramifications terminales sur une étendue plus considérable dans les éléments qui président à la sensibilité générale. Ce prolongement périphérique peut être considéré sinon morphologiquement, au moins fonctionnellement, comme un prolongement protoplasmatique. Tous les éléments nerveux sensitifs sont aussi pourvus d'un prolongement central qui, partout, représente le véritable prolongement cylindraxil et se comporte d'une façon identique : il se termine librement dans l'axe cérébro-spinal.

Ainsi, les éléments nerveux sensitifs, ou neuromes sensitifs périphériques, quels qu'ils soient, envoient vers la périphérie un prolongement protoplasmatique. Celui-ci est destiné à recueillir les impressions du dehors et à les transmettre à la cellule dont il provient. Ce prolongement périphérique possède donc la conduction *cellulipète*. Arrivé à la cellule d'origine, l'ébranlement nerveux passe dans le prolongement central ou cylindraxil, pour être ensuite transmis à de nouveaux éléments nerveux situés dans l'axe cérébro-spinal. Le prolongement cylindraxil possède donc la conduction *cellulifuge*. Ainsi se trouve vérifiée l'hypothèse que nous avons été le premier à émettre d'une façon quelque peu dubitative, et qui a été défendue énergiquement par Ramon y Cajal sous le nom de *théorie de la polarisation dynamique des éléments nerveux*. D'après cette théorie, les prolongements protoplasmatiques forment des appareils de perception, et les prolongements cylindraxils des appareils d'application de l'ébranlement nerveux.

Nous savons depuis longtemps que, si l'on sépare une fibre nerveuse de sa cellule d'origine, cette fibre dégénère à son bout périphérique. De ce fait on a conclu que la cellule d'origine d'une fibre nerveuse constitue pour cette dernière son centre de nutrition, son centre trophique. Cette dégénérescence du bout périphérique s'observe aussi bien pour le prolongement périphérique que pour le prolongement central des cellules des ganglions cérébro-spinaux. Si le prolongement périphérique doit être considéré

comme un prolongement protoplasmatique, il faut en conclure que la cellule d'origine n'est pas seulement un centre de nutrition pour le prolongement cylindraxil, mais qu'elle constitue aussi un *centre trophique* pour tous les prolongements protoplasmatiques.

His a montré, depuis longtemps, que la cellule d'un élément nerveux est le *centre génétique* pour tous les prolongements qui en dépendent. Tant qu'elle reste sphérique, la jeune cellule nerveuse est apte à se multiplier; elle constitue alors une cellule germinative, *Keimzelle* (His). Elle modifie bientôt ses contours extérieurs; en s'allongeant d'un côté, elle devient pyriforme. A partir de ce moment, elle n'est plus apte à se multiplier; elle devient un *neuroblaste* (His). La partie effilée de ce neuroblaste va s'allonger encore et devenir le prolongement cylindraxil. En même temps que ce prolongement se forme, on voit la surface de la cellule devenir irrégulière et comme épineuse. Chaque épine est le commencement d'un prolongement protoplasmatique.

Cette genèse du prolongement cylindraxil et des prolongements protoplasmatiques, poursuivie par His dans l'embryon humain, a été constatée par Ramon y Cajal, à l'aide de la méthode de Golgi, dans les éléments nerveux de l'embryon du poulet.

La cellule nerveuse constitue aussi *fonctionnellement* la partie principale de tout élément nerveux.

Ainsi se trouve vérifiée cette loi établie par His, en 1888 : *toute cellule nerveuse constitue, pour toutes les parties de l'élément nerveux correspondant, le centre génétique, nutritif et fonctionnel.*

CONCLUSION.

Toute fibre nerveuse sensitive périphérique possède son *origine réelle*, c'est-à-dire sa cellule d'origine, en dehors de l'axe cérébro-spinal. Cette cellule d'origine avec les prolongements qui en dépendent forme un neurome sensitif périphérique. Celui-ci envoie ses prolongements protoplasmatiques vers la périphérie et son prolongement cylindraxil vers les centres nerveux. Contrairement à ce qu'on avait cru jusqu'ici, l'élément nerveux sensitif trouve dans l'axe cérébro-spinal non pas son origine, mais sa terminaison.

Nous montrerons bientôt que les éléments nerveux moteurs ou neuromes moteurs périphériques présentent une disposition inverse. Le neurome moteur a sa cellule dans la substance grise de l'axe cérébro-spinal, il

envoie ses prolongements protoplasmatiques dans les centres nerveux eux-mêmes, où ils doivent recueillir l'ébranlement nerveux, tandis que son prolongement cylindraxil se termine dans les organes périphériques.

Dans les neuromes sensitifs et dans les neuromes moteurs, les prolongements protoplasmatiques ont la conduction *cellulipète*, et le prolongement cylindraxil la conduction *cellulifuge*.

APPENDICE.

Ce travail livré déjà à l'impression, quand parut, dans le numéro du 23 juillet de l'*Anatomischer Anzeiger*, un article de v. LENHOSSEK (1), sur les ganglions spinaux et la moelle épinière chez les embryons de *Pristiurus*. v. LENHOSSEK a trouvé dans ces ganglions des cellules opposito-bipolaires, des cellules unipolaires ainsi que les formes intermédiaires. Ces observations sur un sélacien, ajoutées à celles de FREUD, NANSEN et RETZIUS sur deux représentants de cyclostomes, prouvent que la forme opposito-bipolaire n'existe pas, d'une façon constante, dans les ganglions de *tous* les poissons.

Dans un ganglion de *Pristiurus*, v. LENHOSSEK croit avoir observé une cellule avec trois prolongements : l'un destiné au centre, et les deux autres a la périphérie. De ces deux derniers, l'un pénétrait dans la branche ventrale, l'autre dans la branche dorsale du nerf périphérique. Cette observation, toute isolée qu'elle soit, confirme donc pleinement celle que nous avons faite chez un embryon de canard, FIG. 3, *a*; mais, ici, c'est le prolongement externe d'une cellule bipolaire qui se bifurque en une branche ventrale et une branche dorsale.

Dans les cellules des mêmes ganglions spinaux de *Pristiurus*, le prolongement périphérique naît de la cellule bipolaire par un petit bout conique, tandis que le prolongement central naît brusquement de la face convexe du corps cellulaire. Si on ajoute à cela, dit v. LENHOSSEK, le fait que le prolongement périphérique est sinon d'une façon constante, au moins très souvent, plus gros que le prolongement central, on arrive à la conclusion que le prolongement périphérique doit être considéré comme le prolongement principal. - Während der peripherische Fortsatz stets einen kegelför-

---

(1) V LENHOSSEK : *Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurus-Embryonen*; Anatomischer Anzeiger, Jahrg VII, nrs 16 u. 17, pp. 519-539, 23 juillet, 1892.

migen Ansatz an die Zelle zeigt, entspringt der centrale mitunter ganz unermittelt von dessen Konvexität. Wenn schon hierdurch der Eindruck hervorgerufen wird, das der Hauptausläufer der Zelle der peripherische sei, so wird derselbe noch befestigt durch den Umstand das dieser, wenn auch nicht konstant, so doch oft den centralen an Kaliber übertrifft......... (1).

En désignant le prolongement périphérique du nom de *prolongement principal*, si v. LENHOSSEK a exclusivement en vue de faire ressortir que ce prolongement est plus gros que le prolongement central, nous souscrivons volontiers à sa conclusion. Dans ce cas, les cellules des ganglions spinaux de *Pristiurus* possèdent la disposition typique que nous avons reconnue plus haut comme appartenant à tout élément nerveux sensitif périphérique.

Si, au contraire, v. LENHOSSEK est d'avis que le prolongement périphérique doit être considéré comme le véritable prolongement cylindraxil, il se trouve en opposition avec la conclusion à laquelle nous a conduit l'étude comparée des différents neuromes sensitifs périphériques.

Ainsi que nous l'avons montré plus haut, les deux prolongements des cellules des ganglions cérébro-spinaux sont, à les considérer isolément et superficiellement, de véritables prolongements cylindraxils, puisque chacun d'eux devient le cylindre-axe d'une fibre nerveuse. Mais, si l'on compare les cellules des ganglions cérébro-spinaux aux autres neuromes sensitifs : aux cellules bipolaires du ganglion spiral, aux cellules olfactives, aux cellules gustatives et même aux cellules bipolaires sensitives de l'épiderme du lombric, on ne saurait méconnaître que toutes ces cellules bipolaires sont constituées d'après un même type fondamental, qu'elles sont toutes des éléments homologues. On peut en conclure que les différentes parties qui les constituent sont également homologues, et qu'elles ont la même signification morphologique et physiologique dans les différents éléments nerveux.

La division des prolongements d'un élément nerveux en prolongements protoplasmatiques et cylindraxil ne saurait donc se maintenir, puisque, dans certaines circonstances, un prolongement protoplasmatique peut prendre les caractères d'un prolongement nerveux. C'est pour ce motif que nous avons proposé d'établir une nouvelle division, basée sur le sens suivant lequel se fait la transmission de l'ébranlement nerveux, et de distinguer entre *prolongements à conduction cellulipète* et *prolongements à conduction cellulifuge*.

(1) v. LENHOSSEK : Ibid., p. 522.

EXPLICATION DES FIGURES

FIG, **1** et **2**. Ganglion spinal d'une souris blanche nouveau-née : *rac. post*, racine postérieure ; *rac. ant.*, racine antérieure ; *n. pér.*, nerf périphérique ; *a*, petite cellule unipolaire.

FIG. **3**. Ganglion spinal d'un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation. La fibre *a*, arrivée dans le nerf périphérique, se bifurque en une branche ventrale et une branche dorsale ; elle représente, sans aucun doute, le prolongement périphérique d'une cellule unipolaire.

FIG. **4** A. Cellule unipolaire d'un ganglion spinal de souris blanche nouveau-née, dont le prolongement unique se bifurque en deux branches d'égale épaisseur.

FIG. **4** B. Cellule analogue : le prolongement central est plus gros que le prolongement périphérique.

FIG. **5**. Cellules opposito-bipolaires et unipolaires, ainsi que leurs formes intermédiaires, provenant d'un ganglion spinal d'un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation.

FIG. **6**. Cellules opposito-bipolaires et cellules unipolaires, ainsi que quelques formes intermédiaires (gemino-polaires) d'un ganglion de GASSER du canard au treizième jour d'incubation.

FIG. **7**. Différents stades de cellules unipolaires provenant de cellules bipolaires d'un ganglion de GASSER d'un embryon de cobaye.

FIG. **8**. Ganglion de GASSER d'un embryon de cobaye presque à terme.

FIG. **9**. Coupe transversale de la protubérance annulaire d'un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation, passant par les deux ganglions de GASSER.

FIG. **10**. Racine sensitive et racine motrice du nerf trijumeau d'un embryon de canard au dix-septième jour d'incubation. Les fibres de la racine sensitive, à leur entrée dans le tronc cérébral, se recourbent en bas, après avoir émis une fine branche collatérale.

FIG. **11**. Terminaisons nerveuses libres dans la tache acoustique d'un embryon de cobaye presque à terme.


fig. 5
fig. 1
rac post.
rac post.
fig. 2
fig. 4
fig. 11
rac ant.
fig 10
a
symp
a
n. per.
n. per.
rac ant
rac m
fig. 4-1
fig. 6
fig 3
rac post.
rac sens.
fig 8
rac ant
fig. 7
fig. 9
n pér
n pér

MÉMOIRE

AGRÉÉ AU CONCOURS POUR LES BOURSES DE VOYAGE
DU GOUVERNEMENT.

1892

ÉTUDE

SUR LA

VIRULENCE DES STREPTOCOQUES

PAR

le Dr H. DE MARBAIX
ASSISTANT AU LABORATOIRE DE BACTÉRIOLOGIE
ET A LA CLINIQUE INTERNE.

Travail du laboratoire d'anatomie pathologique
et de pathologie expérimentale de l'Université de Louvain.

Déposé au ministère de l'Intérieur et de l'Instruction publique,
le 30 juin 1892.

ÉTUDE SUR LA VIRULENCE DES STREPTOCOQUES

CHAPITRE I.

HISTORIQUE.

Il n'y a pas de microbes sur la classification desquels il existe autant de divergence que les streptocoques pathogènes. Si nous ne tenons compte que des plus importants, c'est-à-dire de ceux qu'on trouve dans l'érysipèle, dans les affections puerpérales, dans les complications chirurgicales, dans certaines endocardites, pneumonies, etc., nous constatons que l'on est loin d'être d'accord sur la question de savoir s'il faut admettre une espèce unique ou plusieurs espèces distinctes. Les hésitations à ce sujet se font déjà jour dans les premiers travaux qui ont trait à ces organismes; et, si l'on est généralement d'avis que ceux que l'on observe dans les infections chirurgicales et puerpérales constituent une seule et même espèce, le streptocoque pyogène, on est bien loin d'être d'accord sur les rapports qui existent entre ce dernier et le streptocoque de l'érysipèle.

Fehleisen(1), qui le premier cultiva le streptocoque de l'érysipèle, veut qu'on le distingue du streptocoque pyogène pour les trois motifs suivants : 1° Le streptocoque de l'érysipèle a une action spécifique aboutissant à la production d'une dermatite aiguë; 2° les microbes restent confinés dans les vaisseaux lymphatiques et ne pénètrent ni dans les vaisseaux sanguins ni dans les organes internes; 3° inoculés à l'homme, ils ne donnent jamais de phlegmon. Les streptocoques pyogènes, au contraire, produisent, d'après le même auteur, des affections très diverses, à caractère suppuratif bien accentué; ils peuvent envahir le réseau vasculaire sanguin et se généraliser à toute l'économie. Inoculés à l'espèce humaine, ils ne produisent jamais l'érysipèle, mais seulement une rougeur insignifiante.

(1) Fehleisen : *Ætiologie des Erysipels*, 1883.

Rosenbach (1) est, comme Fehleisen, partisan de cette distinction, mais il la fonde surtout sur le caractère des cultures. Le *Streptococcus erysipelatis* donne des colonies un peu plus vigoureuses, et ses cultures en strie sur agar incliné ressemblent à une feuille de fougère; tandis que celles du *streptocoque pyogène* rappellent une feuille d'acacia.

Hoffa (2) trouve également des différences entre les deux organismes. Comme Rosenbach, il admet que le streptocoque de l'érysipèle pousse plus énergiquement, et que les cultures en strie rappellent plutôt une feuille de fougère; enfin, il admet un autre caractère : les stries fournies par le streptocoque pyogène présenteraient au centre une zone brune. Les inoculations que Hoffa fit avec un streptocoque pyogène, retiré d'un abcès du sein, le confirmèrent dans son opinion. Cet organisme, inoculé à des oreilles de lapin, ne lui donna pas de vrais érysipèles. Voilà donc, d'après Hoffa, la distinction légitimée non seulement par les caractères des cultures, mais aussi par l'action pathogène des organismes, le streptocoque pyogène étant incapable de produire la dermatite spécifique.

Disons de suite que Passet ne put adopter cette manière de voir. Cet auteur (3), dans son étude sur les suppurations, fut amené à faire une comparaison attentive entre les streptocoques isolés de diverses affections chirurgicales suppuratives et le streptocoque de l'érysipèle mis à sa disposition par Fehleisen lui-même. Il cultiva parallèlement les deux organismes sur les divers milieux usuels; il fit plus, il prépara des milieux exactement composés comme ceux de Rosenbach, à l'effet de faire ressortir les caractères signalés par cet auteur. Cependant il ne put constater entre les divers organismes aucune différence; celle, entre autres, signalée par Rosenbach et qui a trait à la comparaison avec des feuilles de fougère et d'acacia, fit complétement défaut. Il put néanmoins constater des différences, mais elles s'observaient dans des cultures de provenance identique et dépendaient de causes accidentelles, telles que l'âge, le mode d'ensemencement. Les inoculations qu'il fit aux oreilles de lapin avec le streptocoque pyogène donnèrent des érysipèles typiques sans une goutte de pus, et, fait remarquable, des érysipèles caractérisés par une rougeur plus vive et une éclosion plus rapide que ceux provoqués par le streptocoque de Fehleisen.

(1) Rosenbach : *Die Microorganismen der Wundinfektionskrankheiten des Menschen*, 1884.
(2) Hoffa : Fortschritte der Medicin, 1886.
(3) Passet : *Untersuchungen über die Ætiologie der eiterigen Phlegmone des Menschen*, 1885.

Les streptocoques pyogènes de PASSET seraient donc plus spécifiques de l'érythème que les streptocoques de l'érysipèle.

Depuis les travaux de PASSET, les distinctions fondées sur l'aspect des cultures sur milieux solides ne furent plus invoquées, de sorte que l'on peut considérer cette question comme tranchée : ces milieux ne permettent pas de séparer les deux organismes.

Nous avons vu plus haut qu'un des motifs invoqués par FEHLEISEN pour faire de son streptocoque une espèce à part était son mode de répartition dans les tissus. Le *Streptococcus erysipelatis* occuperait exclusivement les vaisseaux lymphatiques.

Cette distribution spéciale est également admise par HAJEK (1). D'après cet auteur, le streptocoque de l'érysipèle reste confiné dans le système lymphatique, tandis que le streptocoque pyogène est plus uniformément répandu dans les tissus; ce dernier présenterait même une tendance à se grouper autour des vaisseaux sanguins, à pénétrer à travers leurs parois et même à faire irruption dans leur intérieur. En outre, d'après HAJEK, les manifestations macroscopiques de l'inoculation des deux organismes présenteraient des caractères particuliers : la dermatite produite par l'organisme de FEHLEISEN est caractérisée par de la rougeur sans gonflement, sans suppuration à l'endroit d'inoculation; tandis que celle provoquée par les chaînettes pyogènes est accompagnée d'un gonflement notable et de suppuration à l'endroit d'inoculation.

Il n'est pas sans intérêt de faire remarquer en faveur des unicistes, que les partisans de la distinction ne sont nullement d'accord sur les caractères différentiels. ROSENBACH et HOFFA les placent dans l'aspect des cultures, mais ils sont en contradiction péremptoire sur ce point avec un autre séparatiste, avec HAJEK, qui trouve que les cultures sont identiques. Bien plus, en lisant attentivement les expériences des séparatistes, on arrive à la conviction que les résultats ne sont pas si opposés à l'identification des deux espèces. Ainsi HOFFA prétend que le streptocoque pyogène est impuissant à déterminer l'érysipèle chez le lapin; or, dans sa première expérience, il produit chez cet animal, après 24 heures, une rougeur qui s'étend jusqu'à la base de l'oreille, sans qu'il y ait formation d'abcès. C'est bien là, il nous semble, l'effet de l'inoculation du *Streptococcus erysipelatis*.

(1) HAJEK : Centralbl. f. Bacteriol., t. I, p. 235.

D'après HAJEK, le streptocoque de l'érysipèle produirait de la rougeur sans gonflement, tandis que le streptocoque pyogène donnerait de la rougeur avec gonflement. Or, si on lit attentivement la description de l'auteur, on trouve que ce caractère n'est pas constant, il ne s'observe que dans la plupart des cas, - meistens - pour employer le terme de l'auteur. Dans quelques cas le *Streptococcus erysipelatis* produit de la rougeur avec gonflement, tandis que le streptocoque pyogène provoque de la rougeur sans gonflement. Ainsi, d'après les séparatistes eux-mêmes, les différences tirées de l'action pathogène manquent de netteté et de constance. Aussi des voix nombreuses s'élevèrent bientôt en faveur de l'identité. Dans la séance même où HAJEK fit part de ses travaux, il rencontra un contradicteur résolu en VON EISELSBERG, qui s'était livré de son côté à une étude approfondie des deux organismes, et n'avait pu trouver aucune marque distinctive ni dans l'aspect des cultures, ni dans l'action pathogène.

L'opposition aux partisans de la dualité devait s'étendre. D'après FEHLEISEN, le streptocoque de l'érysipèle présente les deux caractères suivants : il ne produit pas d'abcès et il est incapable de quitter les lymphatiques de la peau pour se répandre dans le système sanguin et dans les organes internes. Ces deux assertions furent également combattues.

HOFFA (1) isola du pus d'un abcès, formé sous un érysipèle typique, un streptocoque ayant tous les caractères de celui de FEHLEISEN. Ce dernier peut donc produire des poches purulentes.

BUMM (2) obtint un résultat analogue avec le pus d'un abcès du sein, qui s'était également développé sous un érysipèle de cette région.

Enfin, MEIROWITSCH (3) en inoculant sous la peau de lapins des cultures d'érysipèle produisit des abcès ; en injectant les mêmes microbes dans les articulations ou dans le péritoine, il donna lieu à des inflammations purulentes. Il est donc bien démontré qu'à l'occasion le streptocoque de FEHLEISEN est pyogène, et la distinction que l'auteur a voulu établir ne peut se maintenir.

Il en est de même de celle qu'il a fondée sur la localisation de son streptocoque dans les lymphatiques de la peau. D'après FEHLEISEN, les lymphatiques cutanés constitueraient le domaine propre du streptocoque érysipélateux ; il n'envahirait ni le sang, ni les viscères profonds. Cette dernière assertion devait également trouver de nombreux contradicteurs.

(1) HOFFA : Fortschritte der Medicin, 1886. Nr 3.

(2) BUMM : Arch. f. Gynækologie, B XXVII, 1886.

(3) MEIROWITSCH : Jahresb de Baumg , t IV.

DE SIMONE (1) observe un cas typique d'érysipèle, suivi de pyémie; il compare entre elles les cultures obtenues avec les chaînettes de la sérosité des vésicules et celles fournies par les organes internes et les abcès métastatiques, et les trouve identiques. Il compare ensuite ces deux sortes de cultures à des streptocoques authentiques d'érysipèle, et constate de nouveau l'absence de tout caractère différentiel. Il conclut de son observation que le streptocoque de l'érysipèle n'est pas nécessairement confiné à la peau, mais qu'il peut se répandre dans l'économie.

VON NOORDEN (2) étudia un cas d'érysipèle de la face, compliqué de rougeur et de gonflement du poignet et suivi d'issue mortelle. Le sang des divers organes, le pus de la gaîne des extenseurs de la main droite donnèrent un seul et même organisme, qu'il fut impossible de distinguer du streptocoque de FEHLEISEN et de streptocoques pyogènes provenant d'autres sources.

GUARNIERI (3) arriva à la même conclusion dans un cas de broncho-pneumonie consécutive à une rougeole. Il trouva comme agent de l'affection pulmonaire des chaînettes identiques, aussi bien dans les cultures que dans l'expérimentation sur animaux, à celles de l'érysipèle.

LEBER et WAGENMANN, ESCHERICH et FISCHER, HARTMAN, BENUCE et MEIROWITSCH firent des observations semblables. Ces quatre derniers auteurs purent de plus constater au microscope la présence de chaînettes dans le système vasculaire.

Toutes ces observations sont de nature à détruire l'idée que le streptocoque de l'érysipèle est un organisme confiné dans le système lymphatique, et tendent à faire tomber la dernière barrière que FEHLEISEN et HAJEK avaient élevée entre les deux streptocoques.

En France, nous notons également de nombreux partisans de l'unité : WIDAL (4), DOYEN (5), ARLOING (6), BOUCHARD (7), MOSNY (8), CHARRIN.

Enfin, les idées des unicistes reçurent une nouvelle impulsion avec l'introduction en bactériologie de la notion de la variabilité de la virulence. Plusieurs séparatistes avaient invoqué, pour légitimer leur manière de voir,

(1) DE SIMONE : Referat dans le Jahresber. de Baumg., t III, 1887.
(2) VAN NOORDEN : Müncherer medic. Wochenschr., 1887.
(3) GUARNIERI : Centralbl. f. Bakt. t. IV, p. 76.
(4) WIDAL : Thèse de Paris, 1889.
(5) DOYEN : Trav. de méd., 1889.
(6) ARLOING : Leçons sur la tuberculose, 1892.
(7) BOUCHARD : Cours de pathologie générale, 80.
(8) MOSNY : Thèse de Paris, 1891.

l'absence d'action sur les animaux. Ainsi, Hoffa n'ayant pas réussi à reproduire avec son streptocoque l'érysipèle chez les lapins, avait conclu à la spécificité d'action du streptocoque érysipélateux. De même, Pawlowsky n'ayant pas vu ses inoculations suivies de suppuration, avait conclu que le streptocoque de Fehleisen était incapable de produire du pus et différait ainsi essentiellement du streptocoque pyogène. Il est probable que les insuccès de Hoffa et de Pawlowsky doivent être attribués à un défaut de virulence de leurs cultures. C'est l'opinion de plusieurs auteurs, entre autres de Baumgarten, et dans ces dernières années cette opinion a trouvé de l'appui dans l'expérimentation.

Fraenkel (1) avait déjà cru remarquer, en opérant avec un streptocoque provenant d'une péritonite, que la virulence augmentait par des passages à travers les animaux.

Bumm (2) injecte à des lapins l'exsudat de la péritonite des accouchées; tantôt il obtient une mort rapide, une vraie scepticémie, tantôt la mort est retardée et survient avec toutes les lésions de la péritonite.

Tizzoni et Mircoli (3) constatent que les cultures perdent leur virulence après un certain temps. Ils distinguent des streptocoques qui produisent chez les lapins une infection générale et d'autres qui produisent seulement une réaction locale.

Arloing (4) remarque également que la virulence du microbe s'exalte quand celui-ci passe par l'organisme du lapin. Il constate en outre que la virulence des cultures varie considérablement d'après la composition des milieux et suivant que les cultures se trouvent en présence ou à l'abri de l'air.

Nous devons pourtant dire que dans ce concert presque unanime, il se fit encore entendre des voix discordantes. Ainsi Pawlowsky (5) se déclare contre l'identité, en se basant sur les motifs invoqués par Hajek, et fournit à ce dernier l'occasion de renouveler ses déclarations et de maintenir ses affirmations premières.

En résumé, jusque dans ces derniers temps, l'avantage semblait rester du côté des unicistes, lorsque deux travaux importants vinrent tout remettre en question.

(1) Fraenkel : Deutsch. medic. Woch., 1884, p. 210
(2) Bumm : Archiv für Gynæk., t. 34, 1889
(3) Tizzoni et Mircoli : Jahresbericht de Baumgarten, t. IV.
(4) Pawlowsky : Jahresb. de Baumg., T. IV, p. 38
(5) Arloing : Leçons sur la tuberculose, 1892

D'après VON LINGELSHEIM (1), l'auteur de l'un de ces travaux, la distinction doit être maintenue; il appuie son assertion sur les résultats de l'expérimentation sur les animaux. Le streptocoque pyogène est pathogène pour le lapin et la souris, le streptocoque de l'érysipèle est seulement pathogène pour le lapin. Cette distinction est maintenue et même accentuée par KURTH (2), qui non seulement veut qu'on sépare spécifiquement le streptocoque érysipélateux du streptocoque pyogène, mais encore considère ce dernier, non pas comme une espèce, mais comme un groupe d'espèces. Il en décrit une, le *Streptococcus conglomeratus*, particulière à certaines complications de la scarlatine. Il l'appelle de ce nom parce que dans le bouillon le développement se fait sous forme de grumeaux très cohérents, composés d'un enchevêtrement de chainettes serrées; tandis que le streptocoque pyogène et celui de l'érysipèle fournissent des flocons se désagrégeant facilement. A côté de ces deux espèces adoptées jusqu'à présent par certains auteurs, KURTH en admet par conséquent une troisième : le streptocoque congloméré.

Comme cet exposé le fait voir, la question des rapports entre les divers streptocoques est loin d'être résolue. Les premiers travaux tendent à admettre deux espèces distinctes : le streptocoque pyogène et le streptocoque de l'érysipèle. Puis vient une période pendant laquelle prévaut l'opinion de ceux qui admettent l'identité de ces deux organismes. Enfin deux travaux considérables et tout récents, ceux de VON LINGELSHEIM et de KURTH, ont pour but de faire triompher les idées anciennes. Ils conduisent à la constitution de trois espèces : le streptocoque pyogène, le streptocoque de l'érysipèle et le streptocoque congloméré.

D'après KURTH, ce nombre n'est pas définitif; au fur et à mesure que l'étude de ces organismes deviendra plus complète, il sera nécessaire de créer de nouvelles espèces.

Nous ne pouvons embrasser l'opinion de ces auteurs, nous croyons en effet qu'il n'y a pas lieu de distinguer deux ou plusieurs espèces de streptocoques. L'erreur des séparatistes provient surtout, d'après nous, de ce qu'ils n'ont pas tenu compte de ces deux faits que nous établirons dans la suite :

---

(1) VON LINGELSHEIM : *Experimentelle Untersuchungen über morphologische und pathogene Eigenschaften verschiedenen Streptokokken;* Zeitschrift f. Hygiene, 1891.

(2) KURTH : *Ueber Unterscheidung der Streptokokken und Vorkommen derselben*, etc.; Arb. aus dem kais. Gesundheitsamte in Berlin, B. VII, 1891.

1° La virulence d'un streptocoque donné varie considérablement d'après son origine.

2° Le degré primitif de virulence est soumis à des oscillations considérables, soit en plus, soit en moins.

Nous commençons par l'étude du premier point.

CHAPITRE II.

LES STREPTOCOQUES, AGISSANT COMME AGENTS PATHOGÈNES CHEZ L'HOMME, ONT-ILS TOUJOURS LA MÊME VIRULENCE?

Avant de donner les résultats de nos expériences, nous devons dire quelques mots de la méthode suivie. Les auteurs ne paraissent pas avoir été suffisamment pénétrés de la nécessité de se servir de cultures développées dans des conditions identiques. Comme certaines observations semblent l'établir, leur virulence est variable d'après la manière dont elles ont été obtenues. Les travaux d'Arloing, signalés plus haut, sont très instructifs à ce sujet, et nous avons eu plus d'une fois l'occasion de nous convaincre de l'exactitude de ses observations. Aussi, pour obtenir des résultats comparables, est-il absolument nécessaire de faire les ensemencements sur un milieu de composition identique et de se servir de cultures de même âge.

Comme milieu de culture nous avons employé un agar composé comme il suit :

Agar	1 o/o.
Peptone	1,5 o/o.
Extrait de viande . .	0,5 o/o.

Comme on le voit, ce milieu n'est pas sucré. Nous avons exclu le sucre parce que certains faits que nous avons observés nous faisaient craindre d'agir défavorablement sur la virulence des streptocoques ; en effet, ce corps détermine la formation d'acides qui modifient la réaction du milieu. Après avoir neutralisé l'agar, nous l'additionnons d'une solution de soude caustique normale, 5 cc. par litre, proportion indiquée par von Lingelsheim comme très favorable pour le développement des streptocoques.

Après inoculation, les tubes étaient portés à la couveuse et y séjournaient de 12 à 18 heures. Un séjour de 24 heures, et surtout de 48 heures, nous a paru dans quelques cas atténuer l'action pathogène des microbes, et nous sommes persuadé qu'un séjour prolongé à la couveuse exerce dans ce sens une action considérable.

En observant ces règles, nous avons obtenu des cultures tout à fait comparables. Nous avons choisi comme sujet d'expérience le lapin et, pour fixer la virulence de nos cultures, nous avons mis en œuvre deux procédés.

1° L'inoculation à l'oreille en vue de produire l'érysipèle;

2° L'injection dans les cavités séreuses, surtout dans la plèvre.

Nous allons exposer successivement les résultats que nous ont donnés ces deux genres de recherches.

1° Inoculations à l'oreille chez le lapin en vue de produire l'érysipèle.

Pour faire ces inoculations, nous pratiquons sous la peau de la surface externe de l'oreille du lapin une petite pochette, dans laquelle nous introduisons l'anse d'un fil de platine, promenée à la surface de l'agar et chargée d'organismes. Cette opération est exécutée chaque fois sur les deux oreilles. Nous avons eu soin de pratiquer des pochettes de même grandeur et d'introduire autant que possible la même quantité de microbes.

En opérant ainsi, on est bien loin d'obtenir toujours de l'érysipèle; dans beaucoup de cas, il ne se déclare pas, et les cultures sont alors déclarées peu ou pas virulentes; dans d'autres cas, il survient une dermatite, mais ici il faut distinguer d'après l'âge de l'animal.

Nos recherches nous permettent de formuler la loi suivante : plus le lapin est jeune, plus il est disposé à contracter l'érysipèle, de sorte qu'avec une même culture on peut obtenir des résultats positifs ou négatifs, suivant qu'on s'adresse à des animaux jeunes ou à des animaux âgés. Non seulement l'âge influe considérablement sur la réaction locale, mais encore sur la réaction générale : chez les animaux jeunes il survient très facilement une infection générale qui les tue au bout de peu de temps, tandis que chez les animaux âgés les troubles généraux font défaut et la guérison constitue la règle.

L'âge est un facteur très important; cependant les auteurs nous semblent n'en avoir tenu aucun compte. Cette omission est peut-être pour beaucoup dans les résultats contradictoires qu'ils ont obtenus. Il importe donc, si l'on veut avoir des résultats comparables, de se servir d'animaux de même taille.

Un nombre considérable d'expériences, dont nous ne rapportons qu'une partie, nous a permis d'établir une espèce d'échelle de virulence en nous basant sur les faits suivants :

1er degré : *L'inoculation est inefficace*, quel que soit l'âge de l'animal.

2e - *L'inoculation est positive* seulement chez les jeunes animaux.

3e - *L'inoculation est positive* chez les animaux de tout âge.

Quand l'inoculation réussit, on peut encore distinguer des nuances dans la virulence, en s'appuyant sur les caractères suivants :

a) *La constance d'action.* Les microbes les plus virulents produisent l'érysipèle fatalement. Quand ils sont plus faibles dans leur action, ils ne le produisent que dans un certain nombre de cas.

b) *L'époque d'apparition de l'érysipèle.* Quand le microbe est très virulent, l'érythème existe déjà bien développé après 12 heures. Quand il est très atténué, il ne se déclare qu'après 2, 3 et même parfois après 4 ou 5 jours.

c) *L'extension que prend l'inflammation.* L'organisme a-t-il une virulence forte ou moyenne, l'inflammation gagne rapidement toute l'oreille. La virulence est-elle faible, l'inflammation n'occupe qu'une partie de l'oreille et même peut rester confinée aux parties avoisinant la pochette.

d) *Quand la virulence est très élevée*, la mort survient rapidement, parfois après une vingtaine d'heures. Si la virulence est faible, elle survient après quelques jours. La cause de ces morts tardives nous est inconnue. Elles surviennent parfois quand les microbes ont disparu du corps.

Dans l'appréciation du degré de virulence, nous devons donc tenir compte de l'âge de l'animal, de la constance de la maladie, de la rapidité de son apparition, de l'extension qu'elle prend et des effets qu'elle exerce sur la santé générale.

Nous avons pratiqué nos inoculations avec des streptocoques de diverses origines. Donnons d'abord en quelques mots l'histoire des diverses affections dans lesquelles nous avons isolé nos organismes (1).

I. *Streptocoque d'endocardite.* Femme âgée de 30 ans, atteinte trois mois avant son entrée à l'hôpital d'un rhumatisme articulaire aigu, ayant laissé comme résidu une affection cardiaque. A son entrée, la malade présente tous les symptômes de l'asystolie la plus grave : dyspnée intense, œdème des membres inférieurs, etc. La matité du cœur est augmentée, souffle systolique à la pointe. La femme meurt quelques heures après son

(1) L'ordre donné ici sera suivi durant tous le cours de notre travail.

entrée à l'hôpital. Son état de grossesse avancé nécessite l'opération césarienne. Nous en profitons pour extraire le cœur qui se présente avec toutes les lésions de l'endocardite aiguë. Avec les dépôts trouvés sur la valvule mitrale, nous faisons des ensemencements qui nous donnent le streptocoque à l'état de pureté (1).

II. *Streptocoque isolé d'une plaie, compliquée d'érysipèle.* Les cultures sont isolées du pus d'un ancien trajet fistuleux, qui, après un raclage, a été le point de départ d'un érysipèle s'étendant à toute la jambe. Le pus a été prélevé en pleine efflorescence de l'érythème.

III. *Streptocoque de cystite.* Streptocoque isolé des urines d'un malade atteint de cystite. Les urines renfermaient exclusivement des chaînettes.

IV. *Streptocoque d'infection puerpérale. Pelvipéritonite.* Jeune femme de 30 ans; accouchée 11 semaines avant son entrée à l'hôpital. Depuis l'accouchement, la femme se plaint de douleurs dans le bas ventre, présente des sueurs nocturnes; fièvre oscillant autour de 38°. Ventre assez développé; dans le bas-ventre une matité. Une ponction faite à ce niveau ramène un liquide séro-purulent. Les ensemencements faits avec ce liquide ont donné le streptocoque à l'état de pureté.

V. *Streptocoque de scarlatine.* Streptocoque isolé du pus retiré d'un abcès péri-articulaire, survenu dans le cours d'une scarlatine (2).

VI. *Streptocoque d'empyème.* Streptocoque cultivé à l'état de pureté avec le pus d'une pleurésie datant de 6 mois.

VII. *Streptocoque de diphtérie.* Streptocoque isolé dans un cas très bénin de diphtérie, suivi de guérison rapide.

VIII. *Streptocoque d'une résection.* Streptocoque provenant d'une banale plaie en suppuration, pratiquée pour une résection du coude.

---

(1) Tous les ensemencements, nous le répétons, ont été faits sur agar non sucré, incliné. Les tubes restaient 18 heures à la couveuse.

(2) Nous devons ce pus à l'obligeance de Mr le Dr Lemière, chef du laboratoire des cliniques à la faculté libre de Lille. Nous le prions de recevoir nos vifs remerciments

Les résultats obtenus par l'inoculation de ces différents streptocoques sont consignés dans les tableaux suivants :

STREPTOCOQUE I.
(Endocardite.)

NUMÉRO D'ORDRE	POIDS DE L'ANIMAL	ACTION LOCALE	ACTION GÉNÉRALE	OBSERVATIONS
Lapin 1	320 gr.	érysipèle double après 24 heures	mort après 3 jours	A l'examen microscopique on trouve des diplocoques dans le sang. Les cultures fournissent des streptocoques en pureté
Lapin 2	320 gr.	id.	id.	id.
Lapin 3	480 gr.	id.	mort après 2 jours	id.
Lapin 4	480 gr.	id.	id.	id.
Lapin 5	750 gr.	érysipèle unilatéral	mort après 9 jours	id.

En résumé, nos inoculations chez les quatre premiers animaux ont produit en moins de 24 heures un érysipèle double, intense, avec mort survenant après 2 ou 3 jours. Le cinquième animal ne nous a donné qu'un érysipèle unilatéral avec mort après 9 jours. Ce résultat est dû sans aucun doute à la différence d'âge.

STREPTOCOQUE II.
Plaie compliquée d'érysipèle.

NUMÉRO D'ORDRE	POIDS DE L'ANIMAL	ACTION LOCALE	ACTION GÉNÉRALE	OBSERVATIONS
Lapin 6	200 gr.	érysipèle unilatéral après 24 heures	mort après 2 jours	
Lapin 7	200 gr.	id.	id.	
Lapin 8	200 gr.	après 24 heures érysipèle intense à une oreille ; à l'autre oreille réaction locale	id.	exsudat transparent dans les deux plèvres, renfermant énormément de microbes. Cultures pures de streptocoques
Lapin 9	200 gr.	id.	id.	id.

En résumé, les quatre animaux inoculés avec le streptocoque II (provenant d'une plaie avec érysipèle) succombent après deux jours et présentent après 24 heures un érysipèle intense unilatéral. L'action de ce microbe est à peu près aussi intense que celle de l'endocardite, qui donne des érysipèles doubles.

Les microbes qui suivent sont moins virulents.

STREPTOCOQUES III à V.

NUMÉRO D'ORDRE	POIDS DE L'ANIMAL	MICROBE INOCULÉ	ACTION LOCALE	ACTION GÉNÉRALE
Lapin 10	200 gr.	Str. III, cystite	après 4 jours érysipèle unilatéral envahissant toute l'oreille	mort après 4 jours
Lapin 11	200 gr.	Str. III, cystite	id.	id.
Lapin 12	200 gr.	Str. IV, inf. puerpérale	après 2 jours érysipèle unilatéral envahissant une partie de l'oreille	mort après 5 jours
Lapin 13	200 gr.	Str. IV, inf. puerpérale	id.	mort après 7 jours
Lapin 14	200 gr.	Str. V, scarlatine	réaction localisée au point d'inoculation	reste vivant
Lapin 15	200 gr.	Str. V, scarlatine	id.	id.

Au lieu d'un érysipèle hâtif, intense, rapidement mortel comme pour nos deux premiers streptocoques, les streptocoques de la cystite et de la fièvre puerpérale donnent des érysipèles unilatéraux, survenant tardivement avec mort éloignée. Le dernier microbe du tableau, celui de la scarlatine, ne donne qu'un petit nodule d'épaississement avec un peu de rougeur. Cette réaction, malgré son peu d'intensité, doit être attribuée au microbe, car le traumatisme, non suivi d'inoculation, ne produit pas d'induration; nous nous en sommes assuré plus d'une fois.

Les microbes suivants ne donnent plus même lieu à la réaction locale.

STREPTOCOQUES VI à VIII.

NUMÉRO D'ORDRE	POIDS DE L'ANIMAL	STREPTOCOQUE INOCULÉ	ACTION LOCALE	ACTION GÉNÉRALE
Lapin 16	200 gr.	Str. VI, empyème	pas de réaction locale	vivant après 15 jours
Lapin 17	250 gr.	id.	id.	id.
Lapin 18	500 gr.	id.	id.	id.
Lapin 19	500 gr.	id.	id.	id.
Lapin 20	200 gr.	Str. VII, diphtérie	id.	vivant après 9 jours
Lapin 21	200 gr.	id.	id.	id.
Lapin 22	250 gr.	Str. VIII, résection	id.	id.
Lapin 23	250 gr.	id.	id.	id.

Chez aucun de ces animaux, l'inoculation n'est suivie d'érysipèle, il ne se produit pas même une réaction locale au niveau du point d'inoculation.

Si nous récapitulons les effets de l'inoculation aux oreilles, nous trouvons :

1° *Notre streptocoque d'endocardite produit en moins de 24 heures, chez les lapins de moins de 500 gr., un érysipèle double, entraînant la mort après 2 à 3 jours. Toutes les inoculations sont positives.*

2° *Notre streptocoque II (plaie compliquée d'érysipèle) ne donne lieu qu'à un érysipèle sur deux inoculations. Celles-ci sont donc positives dans la moitié des cas seulement. La mort survient après un temps assez court (deux jours).*

3° *Nos streptocoques de cystite, d'infection puerpérale, et de scarlatine sont moins virulents. L'inflammation est unilatérale, souvent limitée à une partie de l'oreille et se déclare tardivement après 2 à 4 jours. L'animal reste en vie ou succombe tardivement.*

4° *Nos streptocoques d'empyème, de diphtérie et de plaie suppurante n'ont guère d'action. Ils ne produisent ni réaction locale, ni la mort de l'animal. Ils occupent au point de vue de la virulence l'échelon le plus bas.*

Voyons à présent si les injections dans les cavités séreuses nous permettent de grouper nos streptocoques de la même façon.

2° Injections dans les cavités séreuses.

Pour déterminer la virulence de nos différents streptocoques, nous avons aussi pratiqué des injections dans les cavités séreuses, péritoine et plèvre, de préférence dans cette dernière. Nous injections habituellement des cultures sur agar incliné, non sucré, dont nous avons donné la formule plus haut. Nous avons employé moins souvent des cultures dans du bouillon, préparé en faisant macérer 500 gr. de viande dans un litre d'eau. Après avoir séparé par expression le liquide, nous le faisions bouillir, nous filtrions, nous ajoutions 1/2 0/0 de sel et 1 0/0 de peptone, et, après neutralisation, nous additionnions 5 cc. de solution de soude caustique normale. Le séjour à la couveuse était de 12 à 18 heures. Pour nos expériences nous prenions des lapins d'un poids moyen de 500 gr.; la quantité injectée ordinairement était soit 1 tube d'agar, soit 1 à 2 cc. de bouillon.

Ici encore, nous avons eu des effets différents suivant les streptocoques injectés. Certains d'entre eux ont déterminé la mort au bout de peu de temps. D'autres n'ont pas même produit de troubles appréciables de la santé. Les premiers sont précisément ceux qui nous ont donné de l'érysipèle, les seconds, ceux dont l'inoculation à l'oreille du lapin est restée sans effet. Donnons quelques exemples.

Le streptocoque de l'endocardite, le streptocoque II, provenant d'une plaie, point de départ d'érysipèle, et celui de la cystite ont amené rapidement la mort.

ENDOCARDITE. A un lapin de 500 gr. nous injectons dans le péritoine 2 cc. de bouillon. L'animal meurt 12 heures après l'opération. Le péritoine présente de nombreux flocons jaunâtres et, dans l'exsudat qu'il renferme, le microscope décèle une vraie culture de microbes. L'ensemencement sur agar donne des streptocoques à l'état de pureté.

STREPTOCOQUES II. A un lapin de 400 gr. nous injectons dans la plèvre 2 cc. de bouillon. L'animal meurt après 14 heures en présentant les signes d'une inflammation séro-fibrineuse intense. Au microscope, on constate énormément de microbes. Les cultures donnent des streptocoques à l'état de pureté.

CYSTITE. A un lapin de 400 gr. nous injectons dans la plèvre des colonies qui se sont développées sur un tube d'agar incliné. L'animal meurt 12 heures après l'injection. A l'autopsie on constate dans la plèvre un exsudat, qui a donné des cultures pures de streptocoque.

Le streptocoque de la scarlatine établit une espèce de transition entre les trois organismes et ceux dont les injections restent sans effet.

SCARLATINE. De deux lapins de 400 grammes inoculés dans la plèvre, chacun avec un tube d'agar, l'un survit, l'autre meurt 7 jours après l'inoculation. A l'autopsie on constate des restes d'inflammation ancienne. Au microscope on trouve dans l'exsudat des diplocoques et de courtes chaînettes.

Tous nos autres streptocoques, injectés dans la plèvre ou le péritoine, non seulement ne déterminent pas la mort, mais n'altèrent pas sensiblement la santé de nos animaux. Nous en tuâmes un certain nombre quelques jours après l'inoculation et nous pûmes constater l'absence de toute inflammation. Les ensemencements sur agar restèrent stériles.

La concordance entre les injections dans les séreuses et les résultats fournis par l'inoculation aux oreilles est telle que nous ne pouvons résister au désir de condenser les résultats dans un tableau unique, permettant de les embrasser d'un seul coup d'œil.

ORIGINE DES CULTURES	INOCULATION AUX OREILLES	INJECTION DANS LES SÉREUSES
I Endocardite	érysipèle constant, hâtif	infection et mort rapide
II Plaie, point de départ d'un érysipèle	érysipèle inconstant, hâtif	id.
III Cystite	érysipèle inconstant, tardif	id.
IV Infection puerpérale	érysipèle inconstant, tardif, et partiel	ne produit pas d'effets
V Scarlatine	pas d'érysipèle; simple réaction locale	effet inconstant
VI Empyème	pas d'effet	ne produit pas d'effets
VII Diphtérie	id.	id.
VIII Résection	id.	id.

Ce tableau montre très clairement que l'ordre de virulence est presque identique suivant que l'on recourt à l'un ou à l'autre mode d'inoculation. Il n'y a qu'une exception : notre streptocoque de la fièvre puerpérale paraît plus actif quand il est introduit sous la peau, tandis que celui de la scarlatine semble produire plus d'effets dans les séreuses. Mais la différence

est faible et sans importance. On comprend du reste facilement que quand les microbes sont de virulence moyenne, les résultats soient tantôt positifs, tantôt négatifs.

Une remarque, qui nous paraît très intéressante au point de vue clinique, est la suivante : si nous comparons la virulence de nos streptocoques avec la maladie à laquelle ils ont donné naissance chez l'homme, nous trouvons, du moins généralement, que plus cette dernière est grave, plus le microbe est pathogène. Dans la série d'affections dont nous avons isolé les streptocoques, il y en a une mortelle, c'est l'endocardite; aussi elle nous fournit un streptocoque dont la puissance pathogène dépasse de loin celle de nos autres microbes. Viennent ensuite les affections de gravité moyenne : cystite, plaie point de départ d'érysipèle, une fièvre puerpérale, un abcès survenu dans le cours d'une scarlatine, un vieil empyème, un cas bénin de diphtérie, et enfin une banale plaie en suppuration.

Nous nous croyons donc autorisé à énoncer la loi suivante : *Plus l'infection chez l'homme est grave, plus le microbe est virulent.* Il est entendu néanmoins que nous n'avons nulle intention d'enlever toute importance à la réceptivité du sujet même. Mais, à part cette restriction, il est évident que la virulence du microbe doit jouer dans la maladie un rôle des plus considérables. Nous ne croyons pas que l'on ait jamais démontré d'une façon aussi frappante cette inégale virulence pour une même espèce microbienne.

Cette différence de virulence nous fournira plus tard un argument précieux pour discuter l'identité du streptocoque érysipélateux avec le streptocoque pyogène.

CHAPITRE III.

LA VIRULENCE D'UN STREPTOCOQUE DÉTERMINÉ EST-ELLE SUSCEPTIBLE DE VARIATION ?

§ I. Acquisition de la virulence.

Nous venons de voir que la virulence des streptocoques varie considérablement d'un cas à l'autre. Tantôt ils produisent la mort au bout de quelques heures, tantôt ils sont si peu pathogènes que les cultures injectées aux mêmes doses sont incapables de rendre les animaux malades.

Est-il possible d'exalter la virulence d'un de ces microbes atténués et de lui donner la puissance pathogène de ceux de l'endocardite, de la cystite, etc.? Cette exaltation de virulence est facile, quand les organismes jouissent déjà d'un certain degré d'activité, et on arrive à ce résultat par des passages successifs à travers une série d'animaux. Mais encore est-il nécessaire que ce microbe ait assez de virulence pour pouvoir prendre pied une première fois dans l'économie. Car, si au lieu de s'y implanter, il succombe rapidement, il devient impossible d'obtenir des cultures et partant de faire des inoculations ultérieures. C'est bien le cas de nos streptocoques peu virulents, tels que ceux de l'infection puerpérale, de l'empyème, de la diphtérie et de la résection. Injectés à doses notables aux animaux, ils ne produisent pas la mort; bien plus ils ne provoquent pas de troubles notables de la santé et, quand on tue l'animal peu de temps après l'injection, les cultures faites avec les différentes humeurs restent stériles. La difficulté consiste donc à trouver un moyen de permettre à un organisme très atténué de prendre une première fois pied dans le corps de l'animal. Ce moyen nous fut fourni par l'emploi de la bile (1). Ce liquide exerce sur les tissus une action caustique, les altère, diminue leur résistance vitale, crée un « *locus minoris resistentiæ* » et permet ainsi à ces organismes, autrement impuissants, de se propager.

Si la dose de bile injectée n'est pas trop forte, ses effets se bornent à des altérations microscopiques qui guérissent sans aucun phénomène inflammatoire. Nous nous en sommes assuré par des expériences de contrôle nombreuses.

Pour combiner l'action de la bile avec celle de nos cultures, nous opérons comme il suit. Dans un tube d'agar incliné nous introduisons quelques divisions de seringue de PRAVAZ d'eau stérilisée et nous détachons les colonies au moyen d'un fil de platine. A l'émulsion ainsi obtenue, on ajoute une certaine quantité de bile dans la proportion de 0,1 cc. pour 100 gr. de poids d'animal. En général, notre émulsion finale renfermait autant d'eau que de bile, en sorte que cette dernière était diluée de moitié. La suspen-

(1) L'idée d'employer la bile nous a été inspirée par le travail de L. LARUELLE, sur les péritonites par perforation intestinale (LA CELLULE, t. V, 1889). Le bacille commun de l'intestin, injecté dans le péritoine, ne produit pas de réaction locale; au contraire, injecté conjointement avec de la bile, il donne lieu à la péritonite. Nous avons atteint le même résultat en employant l'acide lactique. Nous injections 1 goutte d'acide lactique avant d'inoculer les cultures. Il est probable qu'on obtiendrait le même résultat avec beaucoup d'autres substances altérantes.

sion est injectée dans la plèvre avec des précautions aseptiques rigoureuses. Comme liquide stérilisateur, nous nous sommes servi d'eau saturée de chloroforme ou d'une solution d'acide phénique à 5 o/o, soit isolément, soit successivement. Avec ces liquides nous stérilisions la seringue, les godets, etc. Les instruments et ustensiles étaient ensuite soigneusement lavés à l'eau stérilisée pour enlever les dernières traces d'antiseptique.

Nous avons suivi les mêmes règles en procédant aux autopsies et en ensemençant les tubes qui doivent servir aux passages ultérieurs.

Grâce à ces précautions, nous n'avons eu que très exceptionnellement des colonies étrangères, et nous ne pensons pas nous tromper en les considérant comme provenant des animaux eux-mêmes. Ce qui nous confirme dans notre opinion, c'est que ces impuretés, du reste toujours clair-semées, étaient constituées souvent par le bacille commun de l'intestin. Or on sait par les travaux de Wurtz et Herman (Arch. de méd. expér., 1891.) et d'autres que ce bacille se rencontre fréquemment dans les organes après la mort.

Nous avons du reste multiplié les précautions. C'est ainsi que pendant tout un temps nous avons cessé de travailler avec des espèces virulentes, et que nous avons été faire nos expériences dans des places en dehors du laboratoire, afin d'échapper même à l'action des poussières qui auraient pu tomber sur nos instruments.

Afin de nous assurer que l'eau chloroformée était un moyen suffisant de stérilisation, nous en avons plus d'une fois dans le cours de nos opérations ensemencé de petites quantités sur des tubes d'agar incliné. Ceux-ci sont toujours restés stériles, alors même que nous introduisions à dessein dans le liquide une culture de streptocoques vivants. Nous avons du reste des faits qui nous prouvent que nous avons parfaitement réussi à écarter tout mélange de nos streptocoques.

1° Certains de nos streptocoques se distinguaient des autres par des caractères particuliers, inhérents à la variété; ainsi les uns présentaient des tours de spires assez lâches, d'autres formaient des tours de spire très serrés, d'autres encore constituaient de longues chaînettes droites, peu entrelacées. Or, ces caractères se sont conservés tels quels pendant toute la durée de nos passages.

2° Comme nous le verrons plus loin, tous nos streptocoques ne présentent pas les mêmes aspects dans les bouillons. Il y en a qui les troublent d'une façon diffuse; d'autres, se déposant au fond sous forme de flocons,

leur laissent leur limpidité initiale. Si nous avions infecté nos cultures les unes par les autres, ces caractères auraient dû disparaître. Or, nous avons vu ceux-ci se perpétuer de génération en génération sans modification.

En recourant à la bile, nous avons réussi à produire des inflammations avec des streptocoques qui autrement disparaissaient rapidement dans le corps de l'animal, sans donner naissance soit à des troubles locaux, soit à des troubles généraux. Lors du premier passage on constate en général que l'animal est peu malade; très souvent même sa santé n'est pas troublée, mais si on le tue après quelque temps (24 heures, p. ex.), on trouve une inflammation séreuse ou séro-fibrineuse modérée. La plèvre renferme plusieurs centimètres cubes d'exsudat transparent; la surface des poumons présente des dépôts de fibrine, le poumon lui-même est parfois un peu atélectasié. Si on examine l'exsudat au microscope, on n'y trouve que peu de microbes, au point qu'il faut parfois chercher longtemps avant d'en trouver quelques-uns. Un certain nombre sont gonflés, en involution, et prennent mal les matières colorantes; ce qui prouve bien que, malgré les altérations locales, ils ont la vie bien difficile dans le corps de l'animal. Les cultures faites avec cet exsudat ne fournissent qu'un petit nombre de colonies. Mais au fur et à mesure que les passages se multiplient, les symptômes locaux et généraux deviennent plus graves. Le lapin devient profondément malade et meurt à une époque de plus en plus rapprochée du moment de l'inoculation. Dans l'exsudat les microbes se montrent de plus en plus abondants et finissent par y former une véritable culture. Les ensemencements sur agar donnent lieu non plus à quelques colonies isolées, mais à un nombre considérable de colonies, serrées les unes contre les autres.

Quant au nombre de passages nécessaires pour obtenir cette exaltation, il varie d'une espèce à une autre. Quelquefois un seul suffit, parfois il en faut plusieurs. Nous pouvons dire pourtant que le maximum de virulence est atteint d'autant plus tôt que les microbes se montraient plus virulents au début.

Pour ne pas fatiguer le lecteur, nous avons relégué à la fin de ce travail page 292 et suiv., quelques-unes de nos expériences à ce sujet. Nous nous contenterons ici de donner les résultats.

Occupons-nous d'abord de la faculté de produire l'érysipèle (1). Reprenons nos divers streptocoques et voyons comment ils se comportent.

(1) Pour toutes ces expériences, les lapins employés avaient un poids moyen de 200 grammes.

Infection puerpérale.

Avant tout passsage, ce streptocoque donne à deux lapins un érysipèle tardif (après 2 jours), incomplet et unilatéral (comme nous l'avons vu plus haut, chap. II), et tue l'un animal après 5 jours, l'autre après 7 jours.

Après le quatrième passage, il donne un érysipèle précoce (après 1 jour), unilatéral, complet et tue l'animal après 3 jours.

Après le cinquième passage, il donne à un lapin de 300 grammes un érysipèle double après 36 heures, et le tue après 2 jours. En un mot, il a acquis sensiblement la virulence de notre streptocoque de l'endocardite (voir page 267).

Scarlatine.

Le streptocoque de la scarlatine, avant tout passage, ne détermine qu'une réaction locale, l'un des lapins meurt après 3 jours, l'autre reste en vie.

Après un second passage, le lapin inoculé gagne un érysipèle léger et meurt deux jours après l'inoculation ; ici encore le gain est très marqué.

Empyème.

Avant tout passage, il ne donne pas d'érysipèle.

Après un second passage, il donne un érysipèle double, intense, survenant après 18 heures et amenant, chez un premier lapin, la mort après 2 jours ; à un second lapin, il donne un érysipèle incomplet et tue l'animal après 7 jours. Chez un troisième, érysipèle unilatéral après 2 jours, mort après 4 jours.

Après un troisième passage, il produit, chez deux lapins, un érysipèle double après 1 jour et amène la mort après deux jours. C'est exactement la virulence du streptocoque de l'endocardite.

Diphtérie.

Avant tout passage, 2 lapins inoculés restent en vie, sans réaction aux oreilles.

Après le troisième passage, de deux lapins inoculés l'un meurt après 4, l'autre après 5 jours.

Après le sixième passage, 2 lapins inoculés meurent tous deux après 3 jours ; l'un d'eux présente une réaction locale, circonscrite, très nette.

Résection.

Avant tout passage, de 2 lapins inoculés l'un reste en vie, l'autre meurt après 6 jours.

Après le troisième passage, un lapin inoculé meurt après 4 jours.

Après le quatrième passage, un lapin inoculé meurt après 3 jours.

Comme on peut le voir, nous n'avons pas fait, pour le streptocoque de la diphtérie et celui de la résection, assez de passages pour qu'ils deviennent aptes à produire l'érysipèle. Mais nous avons cependant un indice de l'augmentation de leur virulence, à savoir : la durée de la survie après l'inoculation.

En résumé, en faisant passer nos streptocoques par le corps des lapins, nous les rendons tous, sans exception, plus actifs. Cette augmentation d'activité se manifeste par la mort, qui survient de plus en plus tôt, et par l'apparition à l'oreille d'une réaction locale ou d un véritable érysipèle. Quand le nombre des passages est suffisant, la dermatite se produit aussi fatalement, aussi rapidement et avec autant d'intensité qu'avec le streptocoque de l'endocardite. Le streptocoque de la fièvre puerpérale et celui de l'empyème en sont de beaux exemples. Avant tout passage, leur virulence était bien inférieure à celle de l'endocardite, mais après un nombre plus ou moins considérable de passages, ils développent une réaction au moins aussi intense que ce microbe lui-même.

Voyons à présent si nous parvenons à donner par des passages successifs aux streptocoques peu virulents assez de puissance pour que, injectés dans les séreuses, ils tuent les lapins sans l'aide de la bile.

Infection puerpérale.

Notre streptocoque puerpéral, avant tout passage, injecté à un lapin de 600 gr., à la dose de 1 tube, ne produit aucun effet appréciable. Celui-ci tué après 3 jours en pleine santé, n'offre dans la plèvre rien d'anormal. Les cultures restent stériles.

Après le troisième passage, un tube d'agar injecté dans la plèvre, tue un lapin de 700 gr. après 48 heures. La plèvre ne présente pas d'inflammation, mais elle fourmille de coques et de chaînettes et les cultures donnent des streptocoques à l'état de pureté.

Après le quatrième passage, un quart de tube et trois quarts de tube d'agar tuent 2 lapins de 300 grammes. Le premier meurt après 2 jours, le second après 20 heures. Dans la plèvre il n'y a guère d'inflammation, mais au microscope on trouve une vraie culture de coques et de chaînettes.

Scarlatine.

Avant tout passage, 1 tube tue un lapin de 300 grammes après 8 jours; à l'autopsie on constate les signes d'une inflammation ancienne; au microscope on observe des chaînettes. Les ensemencements donnent des streptocoques purs.

Après un second passage, un lapin de même poids reçoit une demi-dose. Il meurt après 20 heures. Pas de signes d'inflammation de la plèvre. Les ensemencements avec la sérosité de la plèvre et le sang donnent des streptocoques à l'état de pureté.

Empyème.

Avant tout passage, 2 cc. de bouillon injectés dans le péritoine d'un lapin de 500 gr. sont sans action.

Après le second passage, 2 cc. de bouillon injectés dans le péritoine d'un lapin de 600 gr. le tuent après 24 heures. Rien d'anormal macroscopiquement; au microscope, quantité de coques et de diplocoques. Culture : streptocoques purs.

Résection.

Avant tout passage, un tube injecté à un lapin de 600 gr. ne lui cause aucun trouble.

Après quatre passages, un quart de tube injecté dans la plèvre d'un lapin de 250 gr. le tue en 2 1/2 jours; pas d'inflammation. Cultures : streptocoques purs. Trois quarts de tube, donnés à un lapin de 350 gr. déterminent la mort après 4 jours.

Diphtérie.

Avant tout passage, un tube injecté à un lapin de 500 gr. ne lui cause aucun trouble; l'animal reste vivant.

Après six passages, un quart de tube est injecté à un lapin de 200 gr.; l'animal vit encore après 4 jours. Trois quarts de tube injectés à un lapin de 300 gr. le tuent après 4 jours.

Tous ces résultats concordent admirablement bien avec ceux fournis par les inoculations à l'oreille.

Avant tout passage, sur 5 de nos streptocoques de virulence moyenne ou faible, un seul, celui de la scarlatine, tue après injection dans une cavité séreuse, sans aide de bile. Après passage, nous arrivons à conférer cette propriété à tous.

§ II. Récupération de la virulence.

Parmi les microbes que nous avons étudiés, celui de l'endocardite occupe l'échelon le plus élevé. Il semble même jouir de la plénitude de l'action pathogène. Il ne peut pas, naturellement, être question de le rendre plus virulent. Mais ayant voulu nous remettre à l'étude de ce microbe après l'avoir abandonné pendant trois semaines, nous constatâmes qu'il avait perdu sa virulence, et que du degré le plus élevé, il était tombé au dernier échelon. Ce changement est en rapport avec ce que l'on sait déjà de la régression de la virulence des cultures du streptocoque.

Nous nous sommes demandé si, en le faisant passer par des lapins, nous ne pourrions pas lui rendre toute sa virulence et nous avons réussi au delà de toutes nos espérances.

Le tableau détaillé de ce passage se trouve à la fin de ce travail, page 298 et suiv.. Nous attirons particulièrement l'attention sur lui, parce que, pendant toute la série des passages, nous avons fait simultanément des inoculations d'agar à agar, sans passer par le lapin.

Les résultats obtenus prouvent que l'exaltation du virus est due non pas aux passages à travers les cultures, mais bien aux passages à travers l'animal. Les tableaux pourront être consultés avec fruit dans leurs détails. Nous nous bornons à transcrire ici les résultats obtenus par les passages successifs de notre streptocoque de l'endocardite atténué.

Inoculations aux oreilles de lapin.

Avant tout passage.

Lapin de	500	gr.	meurt après	8	jours	sans érysipèle.
»	150	»	»	13		»
»	150	»	»	13		»
»	600	»	ne présente aucun trouble, reste vivant.			

Ainsi notre microbe, qui était si virulent, ne parvient plus même à donner de l'érysipèle à de très petits lapins.

Après le deuxième passage, le streptocoque tue deux lapins de 200 gr. sans érysipèle, l'un après huit jours, l'autre après 13 jours.

Après le troisième passage, les résultats sont différents. Inoculé à un lapin, il donne un érysipèle à une oreille après 2 jours, à l'autre oreille après 3 jours. L'animal meurt après 3 jours.

Après le quatrième passage, il donne un érysipèle double après 2 jours. La mort survient après 4 jours.

Après le cinquième passage, il donne à deux lapins un érysipèle double, intense, après 12 heures. Mort après 3 jours.

Après le sixième passage, il donne à deux lapins un érysipèle double, après 24 heures. Mort après 2 jours.

Ainsi, au fur et à mesure que les passages se multiplient et deviennent plus nombreux, la mort se produit plus tôt. Résumons en deux tableaux les résultats obtenus après les divers passages.

I.

Avant tout passage,			la mort survient après	8 et 13	jours	(4	lap.).
Après le	2d	passage	»	8 et 13	»	2	
»	3e	»	»	3	»	1	»
»	4e	»	»	4	»	2	»
»	5e	»	»	3		2	»
»	6e	»	»	2	»	2	»

II.

Avant tout passage,			pas d'érysipèle (4 lap.).		
Après le	2e	passage	»		
»	3e	»	érysipèle tardif.		
»	4e	»	»		
»	5e	»	érysipèle intense après	12	heures.
»	6e	»	» »	24	»

Injections dans les séreuses.

Voyons ce que font les injections sans bile.

Avant tout passage, un demi-tube injecté à un lapin de 400 gr. n'a pas d'effet appréciable. L'animal est tué après 24 heures; plèvre normale. Les cultures donnent 2 à 3 colonies.

Après le septième passage, un tube injecté à un lapin de 1200 gr. le tue après 24 heures. A l'autopsie, nous trouvons une inflammation séro-fibrineuse, et dans le dépôt beaucoup de chaînettes.

Après le huitième passage, un tube injecté à un lapin de 500 gr., déterminer la mort après 24 heures avec les mêmes lésions anatomiques.

Les résultats que nous ont donnés les passages successifs de notre streptocoque de l'endocardite atténué, constituent une confirmation éclatante de la valeur de notre double échelle de virulence :

L'inoculation à l'oreille du lapin.

L'injection dans une cavité séreuse.

En effet, au moment où les animaux commencent à réagir à l'un de ces modes d'infection, ils se montrent également sensibles à l'autre.

Toutes ces expériences nous apprennent que non seulement la virulence des streptocoques varie considérablement suivant leur provenance, mais encore que la virulence d'une seule espèce est capable d'osciller dans des limites très larges. Des microbes peu virulents peuvent acquérir dans des circonstances convenables une virulence considérable, et d'un autre côté ceux qui possèdent cette virulence au plus haut degré peuvent la perdre entièrement. Mais cette perte n'est pas définitive; car sous l'influence de causes convenables ils peuvent récupérer leur puissance morbide première.

Il nous semble inutile d'insister sur la valeur de ces faits au point de vue de la clinique.

La connaissance de cette instabilité est très importante pour juger des rapports qui existent entre les divers streptocoques, entre le streptocoque pyogène et le streptocoque de l'érysipèle. Nous y reviendrons plus loin.

CHAPITRE IV.

LES STREPTOCOQUES, QUI PEUPLENT NORMALEMENT CERTAINES DE NOS MUQUEUSES, SONT-ILS VIRULENTS OU PEUVENT-ILS LE DEVENIR?

Des recherches nombreuses ont établi que le streptocoque pyogène se rencontre à l'état normal sur beaucoup de nos muqueuses : muqueuses de la bouche, du pharynx, du larynx, de l'urèthre, etc. D'après nos recherches personnelles, ces organismes sout surtout abondants dans la bouche. Si l'on nettoie une anse de fil de platine chargée de salive dans plusieurs tubes d'agar, la plupart des colonies qui se développent sont des colonies de streptocoques, et il n'est même pas rare de les obtenir presque à l'état de pureté.

Ces streptocoques sont-ils virulents, et, dans la négative, peuvent-ils le devenir?

Pour le décider, nous avons fait des cultures avec la salive de divers individus jouissant d'une bonne santé. Tantôt nous prenions pour point de départ de nos cultures une colonie bien isolée, tantôt, quand la culture primitive était suffisamment pure, nous récoltions un certain nombre de colonies à la fois, afin d'augmenter les chances de renconter les variétés pathogènes.

Disons de suite que *les streptocoques de la bouche sont en général peu ou pas virulents.*

Les inoculations aux oreilles de lapin nous ont donné les résultats suivants :

Salive A. Inoculation à 5 petits lapins de 200 gr. Aucune manifestation pathologique soit générale, soit locale.

Salive B. Inoculation à 5 petits lapins du même poids. Même absence de phénomènes morbides.

Salive C. Inoculation à 2 lapins de 200 gr.; également sans effet.

Salive D. Même inoculation, même insuccès.

L'inoculation est donc restée sans effet chez 14 lapins; si nous tenons compte de l'âge des animaux, très favorable au développement de la maladie, nous devons conclure que la majorité des streptocoques qui habitent la bouche est formée d'individus doués d'un faible pouvoir pathogène, si pouvoir il y a.

Les injections pratiquées sans bile dans les séreuses confirment cette manière de voir.

Premier exemple : 6 cc. de bouillon d'une culture, salive B, sont injectés à un lapin de 1600 gr. Les conséquences sont absolument négatives. Le lapin est tué après 24 heures; on ne peut découvrir à l'autopsie aucune altération. Cultures stériles.

Deuxième exemple : 4,5 cc. de bouillon, salive D, sont inoculés à un animal de 1200 gr. L'insuccès est le même; pas le moindre trouble de la santé, pas la moindre lésion péritonéale. Cultures stériles.

Nous devons pourtant dire que nous obtinmes une fois des cultures douées d'une certaine virulence. Sur 6 petits lapins inoculés aux deux oreilles, 2 présentèrent un érysipèle tardif et unilatéral et moururent après une semaine. La salive, qui avait fourni les cultures, provenait d'une

personne présentant fréquemment des angines. Il est possible qu'il y ait ici un lien entre la virulence des streptocoques et les inflammations répétées des amygdales. Du reste, plusieurs travaux ont déjà établi que l'on rencontre normalement dans la bouche des streptocoques plus ou moins virulents, mais, d'après nos recherches, nous pouvons affirmer qu'ils constituent une exception. En général, le microbe à chainettes de la cavité buccale est peu virulent, tout en ne pouvant par le caractère de ses cultures être distingué des variétés pathogènes.

Est-il possible de conférer à ces organismes bénins des propriétés pathogènes? Oui, mais il est incontestable que la transformation s'opère beaucoup plus difficilement qu'avec les streptocoques provenant d'affections peu graves. Si l'on injecte ces derniers avec de la bile, on obtient des colonies dès le premier passage; elles sont à la vérité rares, mais elles ne font pas défaut. Au contraire, les streptocoques de la bouche injectés dans les mêmes conditions, c'est-à-dire avec de la bile, disparaissent d'ordinaire rapidement et les tubes d'agar restent vierges. Aussi, faut-il quelquefois recommencer le premier passage plusieurs fois avant d'obtenir quelques rares colonies, qui seront le point de départ des injections ultérieures.

Exemple (1). Avec une culture de streptocoques de la bouche, nous essayons un premier passage le 12 mai. Nous injectons 2/3 et 3/4 de tube, avec des doses convenables de bile, à 2 lapins. Nous les tuons après 24 heures, et nous ne constatons aucune lésion. Les ensemencements restent stériles.

Nous répétons l'opération le 15 mai, le 18 mai, en augmentant les doses et en donnant jusqu'à 4 tubes, mais sans plus de succès.

C'est seulement le 23 mai, qu'un de nos lapins, tué du reste sans trouble appréciable de la santé, nous fournit des cultures peu abondantes de streptocoques. Pour réussir, nous avons injecté à ce lapin une première fois 3 1/2 tubes. Le lendemain à midi 2 nouveaux tubes, et un troisième à 1 heure. L'animal fut tué 4 heures après la dernière injection. Il présentait un exsudat avec de rares organismes.

Avec les cultures obtenues, nous pratiquons chez 2 lapins le second passage (1 et 2 tubes par lapin), et nous obtenons des cultures qui nous permettent de procéder au troisième passage. Après celui-ci, nous obtenons chez 2 petits lapins un érysipèle tardif, et, après le quatrième passage, un érysipèle après 24 heures.

(1) Le tableau détaillé se trouve page 300.

Notre streptocoque était donc devenu bien virulent. Ajoutons qu'il était également devenu capable de tuer les souris à bref délai.

Les expériences précédentes peuvent se résumer il comme suit : Les streptocoques de la bouche normale se distinguent de ceux que l'on recueille dans les infections bénignes, en ce que, mis dans les mêmes conditions favorables, ils parviennent plus difficilement à prendre racine dans l'économie animale, s'il est permis de s'exprimer ainsi. Mais une fois qu'ils ont réussi à prendre pied, ils sont capables de montrer les divers échelons de la virulence.

CHAPITRE V.

LES DERNIERS TRAVAUX EN FAVEUR DE LA NON IDENTITÉ DES STREPTOCOQUES SONT-ILS DE NATURE A ENTRAINER LA CONVICTION ?

A la fin de notre historique, nous avons signalé l'apparition récente de deux travaux considérables sur les rapports des streptocoques entre eux. Tous les deux sont sortis d'un laboratoire des plus considérés, l'Institut d'hygiène de Berlin, et sont également importants, tant par le nombre d'organismes étudiés, que par celui des expériences exécutées.

Tous deux sont nettement séparatistes.

L'un est l'œuvre de von Lingelsheim (1). Cet auteur croit avoir trouvé dans les cultures sur bouillon un moyen de diviser les streptocoques en deux groupes, nettement caractérisés.

Le premier comprend les organismes qui produisent dans le bouillon un trouble diffus; la culture, examinée au microscope, se montre composée de chainettes courtes. Von Lingelsheim leur donne le nom de *Streptococcus brevis*.

Le second groupe comprend les organismes qui laissent au bouillon sa transparence et s'accumulent au fond du tube sous la forme de flocons. La culture étudiée au microscope se compose de longs filaments. Les streptocoques, qui fournissent ce mode de développement forment le groupe des *Streptococcus longus*.

---

(1) von Lingelsheim : *Experimentelle Untersuchungen über morphologische culturrelle und pathogene Eigenschaften verschiedener Streptokokken;* Zeitschr. f. Hyg., 1891.

Ces deux groupes se distinguent non seulement par les caractères de leur culture dans le bouillon, mais aussi par leur action sur les animaux. Les streptocoques courts n'exercent aucune action pathogène; les streptocoques longs sont virulents, et, suivant qu'ils tuent uniquement les lapins ou à la fois les lapins et les souris, l'auteur les subdivise en deux nouvelles catégories. La première comprend le *Streptococcus erysipelatis*, la seconde le *Streptococcus pyogenes*. Enfin, à côté du *Streptococcus pyogenes*, il distingue encore une forme : le *Streptococcus murisepticus*, caractérisé par une virulence toute spéciale pour la souris.

Il obtint ainsi le tableau suivant :

Streptocoques		
non pathogènes *Streptococcus brevis*	pathogènes *Streptococcus longus*	
	pathogène pour la souris et le lapin	pathogène pour le lapin seul
	A) *Streptococcus pyogenes* B) *Streptococcus murisepticus*	*Streptococcus erysipelatis*

Nous ne pouvons pas admettre cette classification, car elle repose sur des caractères inconstants, comme nons allons le démontrer.

Un des deux caractères invoqués par von Lingelsheim consiste dans la puissance pathogène. Or, comme nous l'avons vu dans le cours de ce mémoire, rien n'est plus mobile que la virulence des streptocoques. D'une part, les plus actifs, par exemple celui de l'endocardite, peuvent perdre totalement leur pouvoir morbifique; d'autre part, par des passages successifs à travers les animaux, on peut conférer à des variétés peu ou pas actives une puissance pathogène intense. C'est là un fait capital et dont il est absolument nécessaire de tenir compte dans une classification des streptocoques. Or, cette variabilité a été négligée complétement par von Lingelsheim, bien que des travaux antérieurs au sien ussent dû attirer son attention sur ce point.

L'inspection seule du tableau des organismes étudiés par lui suffit pour donner la conviction que ses *Streptococcus brevis* ne sont que des streptocoques atténués.

Voici ce tableau :

Origine des streptocoques longs	1°	Culture d'érysipèle de la collection de l'Institut d'hygiène.
	2°	Culture de streptocoque pyogène de la même source.
	3°	Idem.
	4°	Souris inoculée avec de la salive humaine.
	5°	Exsudat pleurétique d'un cobaye.
	6°	Membrane diphtéritique.
	7°	Idem.
	8°	Idem.
	9°	Idem.
	10°	Phlegmon de la cuisse.
	11°	Érysipèle de la face.
Origine des streptocoques courts	1°	Salive d'un homme sain.
	2°	Une *vieille* culture de streptocoque sur sérum.
	3°	» diphtérie.
	4°	» infectée avec le bacille pyocyanique.

Dans le premier groupe nous avons exclusivement soit des cultures conservées dans de bonnes conditions par un repiquage souvent répété, soit des cultures obtenues par l'ensemencement de produits pathologiques frais. Il n'est donc pas étonnant, vu leur origine, que ces organismes soient doués de propriétés pathogènes plus ou moins intenses.

Dans le second groupe, formé d'organismes de quatre origines différentes, nous trouvons en premier lieu un streptocoque dérivant de la salive d'un homme sain. Or, nous l'avons vu plus haut, les chaînettes de la bouche sont, pour la plupart du moins, dépourvues d'activité pathogène notable, mais tout inoffensives qu'elles soient, elles ont des dispositions à acquérir de la virulence, nous l'avons également démontré.

Les trois autres organismes de ce groupe proviennent de *vieilles cultures*. Or, il résulte de nos recherches que les streptocoques les plus virulents, notre streptocoque de l'endocardite par exemple, peuvent perdre toute virulence. Il nous semble que von Lingelsheim aurait dû au moins examiner par des passages successifs si ses vieilles cultures étaient réellement rebelles à toute virulence. Il est probable que s'il eût étudié ce point, il se serait convaincu de la haute contingence de ce caractère.

Nous concluons que la présence ou l'absence de virulence, invoquée par von Lingelsheim, ne peut servir de base à une classification.

von Lingelsheim est-il plus heureux quand il affirme qu'il y a une relation constante entre le pouvoir pathogène et la longueur

des chaînettes? Aucunement, à preuve les modes de développement que nous ont donnés, dans le bouillon, les différentes variétés étudiées par nous.

Le plus virulent de tous nos streptocoques, celui de l'endocardite, *trouble le bouillon d'une façon diffuse*, et à l'examen microscopique, il montre des chaînettes courtes, voire même des diplocoques.

Un autre, également virulent, notre streptocoque de la fièvre puerpérale, produit lui aussi un trouble diffus.

Voilà donc deux streptocoques pathogènes échappant à la loi formulée par von Lingelsheim.

Quant à nos autres organismes de provenance pathologique, nous devons reconnaître qu'ils se développent dans le bouillon de von Lingelsheim comme cet auteur le décrit, c'est-à-dire, qu'ils forment des flocons blancs au sein d'un liquide parfaitement limpide. Sur huit streptocoques étudiés par nous, six se présentent de cette façon, mais les deux exceptions sont suffisantes pour enlever au caractère sa valeur.

Enfin le mode de développement dans le bouillon de nos espèces non pathologènes et provenant de bouches saines ne ratifie pas davantage la loi de von Lingelsheim. D'après ce dernier, on devrait s'attendre à un trouble diffus des cultures, or nous avons obtenu constamment, sans aucune exception, un développement absolument identique à celui de nos six espèces d'origine pathologiques donnant des flocons.

Nous avons répété plusieurs fois nos cultures avec le même résultat; elles se sont reproduites avec leurs caractères propres, non seulement dans le bouillon composé exactement d'après la formule de von Lingelsheim, mais aussi dans le bouillon sucré et dans le bouillon légèrement gélatinisé par une ébullition prolongée de la viande.

Enfin, nous avons pu nous convaincre que le mode de végétation dans le bouillon reste invariable, alors que la virulence se modifie. Pour l'établir, nous avons ensemencé en même temps, dans du bouillon identique, les streptocoques que nous avons soumis à des passages, et cela doublement : en premier lieu, le streptocoque qui n'avait pas passé; en second lieu, le streptocoque à virulence exaltée par plusieurs passages. Le développement pour chaque variété a été absolument le même. Ainsi, le streptocoque de l'endocardite, non virulent, trouble le bouillon de la même façon que le virulent.

Nos observations démontrent ainsi que la virulence et le mode de développement ne sont pas nécessairement liés l'un à l'autre; ces caractères sont contingents, accidentels, variables; ils ne peuvent par conséquent pas servir de base à une classification.

Il y aurait du reste encore plus d'une critique à formuler sur le travail de von Lingelsheim. Ainsi, il introduit dans le groupe qui tue à la fois les lapins et les souris, une sous-division, contenant le *Streptococcus pyogenes* proprement dit et le *Streptococcus murisepticus*. Cette distinction est fondée uniquement sur une différence de virulence pour la souris : le *Streptococcus murisepticus* tue cet animal à dose plus faible que le *Streptococcus pyogenes*.

Nous avons déjà vu le peu de valeur qu'il faut attacher à un degré plus ou moins élevé de virulence. Mais, même en faisant abstraction de cette considération, les résultats de von Lingelsheim sont loin de concorder avec ceux obtenus par d'autres auteurs. Ainsi, d'après ce bactériologiste, le streptocoque de l'érysipèle serait sans action sur les souris; Hartmann, au contraire, voit succomber toutes les siennes. Or, dans des expériences de ce genre, les résultats positifs l'emportent sur les négatifs. von Lingelsheim exagère du reste beaucoup l'importance de l'inoculation à la souris; si nous devions le suivre, tous nos streptocoques provenant de produits pathologiques seraient des *murisepticus*, et il faudrait supprimer les pyogènes proprement dits. Le tableau suivant en est une preuve. Il expose les résultats obtenus par l'inoculation de plusieurs sortes de nos streptocoques, aussi bien avant tout passage qu'après l'exaltation de la virulence. Chaque sorte, atténuée ou virulente, a été inoculée à deux souris, une grande et une petite. L'inoculation a été faite dans une petite poche pratiquée au-dessus de la queue.

		AVANT PASSAGE	APRÈS PASSAGE DANS LE LAPIN
Infection puerpérale	grande souris	mort après 4 jours	mort après 1 jour
	petite souris	» 5 »	» 4 »
Scarlatine	grande souris	mort après 2 jours	mort après 1 jour
	petite souris	» 3 »	» 2 »
Diphtérie	grande souris	reste vivante	en vie après 3 jours
	petite souris	mort après 3 jours	sort inconnu.
Résection	grande souris	reste en vie	reste en vie
	petite souris	en vie après 3 jours	mort après 3 jours
Érysipèle	grande souris	reste en vie	reste en vie
	petite souris	mort après 3 jours	mort après 3 jours

Les cultures, faites avec les souris mortes, nous ont chaque fois donné un développement de streptocoques.

Ce tableau montre que nos streptocoques, même peu virulents, tuent les souris après l'inoculation de petites quantités. Leur virulence pour ces animaux n'est donc pas signe d'un grand pouvoir pathogène, comme von Lingelsheim le veut. Il suffit du reste de jeter un regard sur le tableau, pour voir que cette virulence est également sujette à varier, et que, par le passage à travers les souris, elle s'exalte manifestement.

Nous nous permettons de conclure que le travail de von Lingelsheim *n'apporte aucun appui sérieux à l'hypothèse des séparalistes.*

Examinons à présent le second travail dont il a été question au début de ce chapitre. Il est dû à Kurth (1). L'auteur est encore plus séparatiste que von Lingelsheim. Il attache, comme cet auteur, une importance considérable au développement dans le bouillon, et, parmi les streptocoques qui s'accumulent au fond, laissant au liquide sa transparence, il propose d'introduire la division suivante : les uns forment un dépôt floconneux, léger, facile à désagréger; les autres un dépôt dense, lourd, compact. Ces derniers constitueraient une espèce distincte, à laquelle l'auteur donne le nom de *Streptococcus conglomeratus*.

Le *Streptococcus conglomeratus* se caractérise, outre sa croissance dans le bouillon :

1° Par l'aspect microscopique des cultures. Les tours de spires sont tellement serrés, que la colonie ressemble à une zooglée de staphylocoques;

2° Par une virulence considérable pour la souris;

3° Par la durée sa de vie dans le bouillon; elle est très courte (10 à 20 j.).

4° Par le minimum de température nécessaire à son développement, et qui dépasse de plusieurs degrés le minimum nécessaire aux streptocoques qui produisent dans le bouillon les dépôts floconneux légers.

Tous ces caractères paraissent bien précaires. L'auteur convient lui-même (p. 405) qu'il y a des intermédiaires entre les dépôts légers, faciles à désagréger, et les dépôts compacts. La distinction n'est donc pas nette.

La virulence spéciale pour les souris ne nous semble pas plus décisive. Des cinq cultures différentes de *Streptococcus conglomeratus* étudiées par

(1) Kurth : *Ueber Unterscheidung der Streptokokken*; Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte in Berlin, B. VII, 1891.

l'auteur, il y en a une qui produit la mort presque fatalement 2 ou 3 jours après l'inoculation. C'est la plus virulente, mais sa virulence, il doit en convenir, est inférieure à celle de notre streptocoque de l'endocardite qui tuait les souris après un jour. Deux autres cultures de KURTH font périr presque sûrement les souris entre le troisième et le cinquième jour, la quatrième tue environ la moitié des animaux après le même laps de temps, et enfin, la cinquième.... est sans action aucune! Il nous est difficile, dans ces conditions, de trouver chez le *Streptococcus conglomeratus* un pouvoir spécial sur les souris. Nos cultures nous ont paru tout aussi actives, bien qu'elles ne fussent pas du type *conglomeratus*.

Enfin, nous ne pouvons attacher aucune importance au troisième et au quatrième caractère. Quelques degrés de plus ou de moins nécessaire à la végétation, quelques jours de plus ou de moins de survie n'ont guère d'importance par eux-mêmes. Plus la bactériologie fait des progrès, plus le microbe se montre variable, même dans des caractères qui paraissaient au premier abord fondamentaux; il peut perdre des propriétés, il peut en acquérir d'autres, et pourtant toujours rester le même.

Ce qui manque au travail de KURTH comme à celui de VON LINGELSHEIM, ce sont les passages à travers les animaux. Peut-être cet auteur aurait-il constaté alors que les caractères, invoqués par lui, sont susceptibles de changements et ne peuvent servir à une classification rationnelle.

Aussi, nous n'avons aucune crainte de répéter ce que nous disions plus haut, que *ni le travail de* VON LINGELSHEIM, *ni celui de* KURTH, *ne peuvent servir de base pour diviser les streptocoques en plusieurs espèces distinctes.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

1° La virulence des streptocoques varie considérablement d'après la maladie dont ils proviennent.

2° D'une manière générale, plus la maladie est grave, plus le streptocoque est virulent.

3° La virulence se laisse très bien mesurer :

a) Par l'inoculation à l'oreille du lapin. Il faut tenir compte du nombre de succès, de la rapidité avec laquelle la dermatite se déclare, de la rapidité avec laquelle la mort survient.

b) Par l'inoculation dans les séreuses. Les microbes virulents amènent la mort par leurs propres forces, sans l'aide de liquides irritants.

4° La virulence d'un seul et même streptocoque est sujette à varier. Elle s'exalte par le passage à travers le lapin; elle diminue et s'éteint dans les cultures non repiquées.

5° Un streptocoque déterminé acquiert d'autant plus vite un haut degré de virulence, qu'il est déjà plus virulent par lui-même.

6° Pour permettre aux variétés non virulentes d'acquérir des propriétés pathogènes, on peut les associer à des liquides irritants, tels que la bile. Ils parviennent alors à s'implanter dans l'économie.

7° Les streptocoques que l'on trouve dans la bouche sont habituellement peu virulents. On peut exalter leur pouvoir pathogène par le passage à travers les animaux.

8° La virulence n'est pas liée à un mode spécial de développement dans le bouillon.

9° Les travaux de von Lingelsheim et de Kurth sur la classification des streptocoques manquent de base, parce qu'ils n'ont pas tenu compte de la variation de la virulence.

En terminant nous sommes très heureux d'avoir l'occasion de présenter nos meilleurs remerciments à Monsieur le professeur J. Denys, qui a bien voulu mettre son laboratoire à notre disposition. C'est grâce à ses bons conseils et sa haute expérience scientifique que nous avons pu mener ce travail à bonne fin.

FIÈVRE PUERPÉRALE.

PASSAGES (1).

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 240 gr. érysip. incomplet d'une oreille après 2 jours mort le 5e j.	Lap. 200 gr. érysip. incomplet d'une oreille après 2 jours mort le 3e j.	Lap. 600 gr. une trace, rien d'anormal tué après 3 jours cult. négatives	Lap. 600 gr. un tube, rien d'anormal tué après 3 jours cult. négatives	Lap. 600 gr. une trace + 0,4 b., mort après 19 h. forte inflam. beaucoup de microbes	Lap. 600 gr. un tube + 0,4 b., mort après 14 h. forte inflam. beaucoup de microbes
2e Pass.					Lap. 400 gr. 1/4 de tube + 0,3 b., mort après 12 h. inflammation beaucoup de microbes	
3e Pass.					Lap. 460 gr. une trace de cult. + 0,3 b. mort après 3 1/2 j., infl., beaucoup de microbes	Lap. 450 gr. 1/4 de tube + 0,3 b., mort après 14 h. pas d'inflam. locale, infect. générale
4e Pass.			Lap 700 gr. 1 tube mort après 48 h., pas d'inflam. pleurale infect. génér.		Lap. 700 gr. 1 t. + 0,4 b. mort après 2 j. pas d'inflam. beaucoup de microbes	
5e Pass.	Lap. 200 gr. érysipèle unilatéral le 3e jour mort le 3e jour				Lap. 340 gr. 1/2 t. + 0,2 b. mort après 12 h., inflam. beaucoup de microbes	Lap. 1200 gr. 1 1/2 t. + 0,6 b. mort après 4 j., inflam. beaucoup de microbes
6e Pass.	Lap. 300 gr. érysipèle unilatér. après 20 h, double après 26 h. mort apr. 48 h.		Lap. 380 gr. 1/4 de tube mort après 2 j., microbes partout	Lap. 300 gr. 3/4 de tube mort après 20 h., microb. partout		

(1) Abréviations : un tube = tube d'agar, b. = bile.

RÉSECTION.

PASSAGES.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 175 gr. pas d'érysipèle reste vivant	Lap. 175 gr. pas d'érysipèle meurt après 6 jours	Lap. 600 gr. 1 tube reste vivant		Lap. 600 gr. 1 t. + 0,5 b. peu malade *tué* après 21 h. infl. séro-fibr. rarissimes microbes au microsc. colonies rares dans les tubes	Lap. 600 gr. 1 t. + 0,4 b. reste vivant
2e Pass.					Lap. 400 gr. 3 t. + 0,3 b. *meurt* après 14 h., inflam. séreuse, au micr. culture d'organismes colon. serrées dans les cult.	Lap. 400 gr. 3 t. + 0,3 b. *meurt* après 14 h., inflam. séreuse, au micr. culture d'organismes colon. serrées dans les cult.
3e Pass.					Lap. 600 gr. 3 t. + 0,4 b. *meurt* après 4 h., pas d'inflam., mi- cr. abondants	Lap. 600 gr. 3 t. + 0,4 b. *meurt* après 14 h., inflam. séro-fibr.
4e Pass.	Lap. 150 gr. pas d'érysip. mort après 4 jours				Lap. 700 gr. 1 t. + 0,4 b. *meurt* après 8 h., inflam. séro-fibrin. beaucoup de chaînettes	Lap. 600 gr. 1 t. + 0,4 b. *meurt* après 24 h., inflam. séreuse beaucoup de microbes
5e Pass.	Lap. 200 gr. mort après 3 jours sans érysipèle		Lap. 250 gr. 1/4 de tube mort après 1/2 jour, pas d'inflam. beaucoup de micr. dans la sérosité pleur.	Lap. 350 gr. 3/4 de tube mort après 4 jours infect. génér.		

DIPHTÉRIE.

PASSAGES.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 175 gr. pas de suites	Lap. 175 gr. pas de suites	Lap. 600 gr. 1 tube pas de suites		Lap. 600 gr. 1 t. + 0,5 b. un peu malade tué après 24 h. rares colon. dans les cult.	
2e Pass.					Lap. 300 gr. 5 t. + 0,3 b. mort après 9 h., inflam. microbes rares	
3e Pass.	Lap. 200 gr. inoculation sans résultat local, mort après 4 jours	Lap. 200 gr. inoculation sans résultat local, mort après 5 jours			Lap. 550 gr. 6 t. + 0,4 b. mort après 15 h., inflam. rares microbes	Lap. 550 gr. 3 t. + 0,4 b. mort après 17 h., inflam. rares microbes
4e Pass.					Lap. 900 gr. 1 t. + 0,4 b. mort après 18 h., inflam. séro-fibrin. rares microbes	Lap. 900 gr. 1 t. + 0,4 b. mort après 3 j., inflam. séro-fibrin. beaucoup de microbes
5e Pass.					Lap. 540 gr. 1 t. + 0,4 b. mort après 12 h., inflam. beaucoup de microbes	Lap. 550 gr. 1 t. + 0,5 b. mort après 12 h., inflam. beaucoup de microbes
6e Pass.	Lap. 200 gr. réact. locale mort après 3 jours	Lap. 250 gr. réact. locale mort après 3 jours	Lap. 300 gr. 3/4 tube mort après 4 jours infection générale	Lap. 200 gr. 1/4 tube vivant après 4 jours		

SCARLATINE.

PASSAGES.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 200 gr. un peu de réact. locale meurt après 3 jours	Lap. 200 gr. un peu de réact. locale	Lap. 350 gr. 1 tube mort après 7 j., inflam. en régression microbes	Lap. 350 gr. 0,5 b. reste vivant	Lap. 450 gr. 1 t. + 0,3 b. trouvé mort après 20 h. pas d'inflam.	Lap. 350 gr. 0,5 b. + 0,3 b. trouvé mort après 20 h. inflammation modérée microbes
2e Pass.					Lap. 400 gr. trace de cult. + 0,3 b. mort après 50 h. inflam. légère peu de micr.	Lap. 400 gr. 1 t. + 0,3 b. morts après 15 h. inflammation assez bien de microbes
3e Pass.	Lap. 290 gr. après 24 h. érysipèle léger à une oreille, meurt après 2 jours		Lap. 300 gr. 1 tube mort après 20 h., infect. générale		Lap. 1000 gr. 1/2 t. + 0,4 b. tué après 48 h., infl. séreuse microbes	Lap. 1000 gr. 1/2 t. + 0,4 b. mort après 50 h. infl. séreuse

EMPYÈME.

PASSAGES.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 300 gr. pas d'érysip. reste vivant	Lap. 250 gr. pas d'érysip. reste vivant	Lap. 700 gr. 2 c.c. bouillon dans le péritoine reste vivant	Lap. 500 gr. 1 tube plèvre reste vivant	Lap. 1030 gr. 1 t. + 10 b. *mort* après 22 h., inflam. séro-fibrin. forte au microsc. assez de microbes colonies espacées	Lap. 800 gr. 1 t. + 6 b. *mort* après 18 h., inflam. séro-fibrin. forte au microsc. assez de microbes colonies espacées
2e Pass.	Lap. 200 gr. érysip. double intense après 18 h. mort après 2 jours Lap. 400 gr. érysip. après 4 jours à 1 or. mort après 4 jours	Lap. 350 gr. érysip. à 1/2 oreille mort 7 jours	Lap. 600 gr. 2 c.c. bouillon meurt après 22 h. au microsc. diplocoques cult. strept. pur			
3e Pass.	Lap. 200 gr. érysip. double après 24 h. mort après 2 jours	Lap. 200 gr. érysip. double après 24 h. mort après 2 jours				

ENDOCARDITE.

PASSAGES.

Réapparition de la virulence.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Lap. 500 gr. pas d'érysipèle mort après 10 jours	Lap. 600 gr. pas d'érysipèle vivant	Lap. 400 gr. 1/4 tube tué bien portant apr. 26 h. plèvre norm. il pousse 2-3 colonies		Lap. 400 gr. 1/2 t. + 0,5 b. légèr. malade tué apr. 24 h. inflam., rares microbes colon. isolées	Lap. 400 gr. 1/2 t. + 0,5 b. comme à côté
2e Pass.	Lap. 200 gr. mort sans érysipèle après 13 jours	Lap. 200 gr. mort sans érysipèle après 13 jours			Lap. 350 gr. 2 t. + 0,5 b. tué après 16 h., très malade rares micr. rares colonies	
3e Pass.	Petit lapin mort sans érysipèle après 18 jours	Petit lapin mort sans érysipèle après 13 jours			1 t. + 0,2 b. mort après 15 h., inflam. pleurét. beaucoup de microbes	2 t. + 0,4 b. mort après 15 h., inflam. pleurét. beaucoup de microbes
4e Pass.	Lap. 540 gr. après 2 jours érysipèle unilat., après 3 jours double mort après 3 jours				Lap. 600 gr. 1/3 t. + 0,2 b. mort après 13 1/2 h. forte inflam. énormément de microbes	Lap. 1600 gr. 2/3 t. + 0,4 b. mort après 13 1/2 h. forte inflam. énormément de microbes
5e Pass.	Lap. 500 gr. après 2 jours érysipèle double				Lap. 300 gr. 1/3 t. + 0,2 b. mort après 14 h. forte inflam. culture de microbes	Lap. 1500 gr. 2/3 t. + 0,5 b. mort après 14 h. forte inflam. culture de microbes

ENDOCARDITE.

PASSAGES.

Réapparition de la virulence.

(Suite.)

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
6e Pass.	Petit lapin érysipèle intense, double après 12 h. mort après 3 jours	Petit lapin érysipèle intense, double après 12 h. mort après 3 jours			Lap. 450 gr. 1/4 t. + 0,2 b. tué après 15 h., inflam. beaucoup de microbes	Lap. 450 gr. 2/3 t. + 0,4 b. tué après 15 h., inflam. beaucoup de microbes
7e Pass.	Lap. 200 gr. érysipèle double, intense après 24 h. mort après 2 jours	Lap. 200 gr. érysipèle double, intense après 24 h. mort après 2 jours				Lap. 500 gr. 2/3 t. + 0,4 b. mort après 12 h., inflam. beaucoup de microbes
8e Pass.			Lap. 1200 gr. 1 tube tué après 24 h., inflam. séro-fibrin. beaucoup de microbes		Lap. 1450 gr. 1/4 t. + 0,6 b. mort après 14 h., porte inflam. beaucoup de microbes	
9e Pass.			Lap. 500 gr. 1 tube mort après 26 h., inflam. séro-fibrin. légère		Lap. 500 gr. 1/10 t. + 0,4 b. mort après 19 h., inflam. énormément de microbes	Lap. 1200 gr. 2/10 t. + 0,4 b. trouvé mort après 4 jours inflam. énormément de microbes

PASSAGES AVEC UN STREPTOCOQUE DE LA BOUCHE.

(Page 284.)

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE	INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
1r Pass.	Les inoculations à plusieurs lapins ne produisent pas d'érysipèle	Les inoculations à plusieurs lapins ne produisent pas d'érysipèle	Lap. 400 gr. 1/2 tube aucune suite cultures négatives	Lap. petit 2/3 t. + 0,2 b. aucune suite tué après 24 h., cultures stériles	Lapin moyen 2/3 t. + 0,4 b. aucune suite tué après 24 h., cultures stériles
1r Pass. (bis) 12 mai				Lap. 500 gr. 1 t. + 0,4 b. aucune suite tué bien portant après 24 h., cultures stériles	Lap. 500 gr. 2 t. + 0,2 b. aucune suite tué bien portant après 24 h., cultures stériles
1r Pass. (ter) 15 mai				Lap. 500 gr. 1 t. + 0,4 b. aucune suite tué bien portant après 22 h., cultures stériles	Lap. 400 gr. 2 t. + 0,3 b. aucune suite tué bien portant aprés 22 h., cultures stériles
1r Pass. (quater) 17 mai				Lap. 1500 gr. 4 t. + 0,8 b. tué après 23 h., cultures stériles	Lap. 350 gr. 2 t. + 0,4 b. tué après 23 h. cultures stériles
1r Pass. (quinter) 23 mai				Lap. 300 gr. 1 1/3 t. + 0,4 b. tué après 4 h. bien portant cultures stériles	Lap. 500 gr. 3 1/4 t. + 0,4 b. le lendemain 2 t. à midi 1 t. à 4 h. tué à 8 1/2 rares microbes cult. fertiles

Suite de la page précédente.

	INOCULATION AUX OREILLES		INOCULATION DANS LA PLÈVRE SANS BILE		INOCULATION DANS LA PLÈVRE AVEC BILE	
2e Pass.					Lap. 600 gr. 1 t. + 0,4 b. mort entre 4 et 16 heures beaucoup de microbes au microscope	Lap. 700 gr. 2 t. + 0,4 b. tué après 20 h. beaucoup de microbes au microscope
3e Pass.	Un lapin meurt avec des streptocoques dans le sang après 24 h.	Lapin gagne success. un érysipèle aux 2 oreilles mort après 3 j.			Lap. 800 gr. 1 t. + 0,4 b. mort après 9 h., inflam. séro-fibrin. beaucoup de microbes cultures pures de streptoc.	Lap. 800 gr. 2 t. + 0,4 b. mort avant 24 h., inflam. séro-fibrin. énormément de chaînettes cultures pures de streptoc.
4e Pass.	Inocul. à un lapin, érysip. double le lendemain, mort après 1 jour	Inocul. à un lapin, érysip. double le lendemain, mort après 1 jour			Lap. 2000 gr. 2 t. + 0,6 b. tué après 9 h., inflam. streptocoques dans l'exsudat	Lap. 1000 gr. 1 t. + 0,4 b. tué après 9 h., inflam. streptocoques dans l'exsudat

ÉTUDE SUR LE PRINCIPE TOXIQUE

DU

BACILLUS LACTIS AEROGENES

(Bacillus pyogenes d'Albarran et Hallé)

PAR

J. DENYS & E. BRION

PROFESSEUR D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE — ÉTUDIANT EN MÉDECINE

A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 15 *octobre* 1892.)

TRAVAIL DU LABORATOIRE D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE ET DE PATHOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE LOUVAIN.

ÉTUDE SUR LE PRINCIPE TOXIQUE

DU

BACILLUS LACTIS AEROGENES

(Bacillus pyogenes d'Albarran et Hallé)

Le *Bacillus lactis aerogenes* fut décrit par TH. ESCHERICH (1), qui le trouva presqu'à l'état de pureté dans les selles des enfants élevés au sein.

L'année passée, A. MORELLE démontra que ce bacille joue un rôle important, le plus important même dans les infections urinaires, où il avait été décrit antérieurement par ALBARRAN et HALLÉ (2) sous un nom spécial, celui de bactérie pyogène. L'un de nous confirma ce fait dans une publication postérieure (3).

Le bacille aérogène constitue un organisme des plus intéressants, aussi bien par le rôle qu'il joue en dehors de nous que par son action pathogène. Les travaux d'ESCHERICH (4), de BAGINSKY (5), de SCRUEL (6), de M. IDE (7), de NENCKI et de ses élèves ont fait connaître plusieurs particularités de la vie de ce microbe, surtout son action fermentative sur le glucose, mais il n'a pas encore été étudié au point de vue des poisons qu'il élabore. Le présent mémoire a pour but d'étendre nos connaissances à ce sujet.

---

(1) TH. ESCHERICH : Die Darmbakterien des Säuglings; Stuttgart, 1886.

(2) ALBARRAN et HALLÉ : Sur une bactérie pyogène et sur son rôle dans l'infection urinaire; Acad. de méd. de Paris, 1888.

(3) J. DENYS : Étude sur les infections urinaires; Bulletin de l'Acad. de médec., 1892.

(4) ESCHERICH : Op. cit.

(5) BAGINSKY : Zur Biologie der normalen Milchkothbacterien; Zeitschrift f. phys. Chem., B. XII, 1888.

(6) V. SCRUEL : Contribution à l'étude de la fermentation du bacille commun de l'intestin; La Cellule, t. VII, 1891.

(7) MAN. IDE : Anaérobiose du bacille commun de l'intestin et de quelques autres bactéries; La Cellule, t. VII, 1891.

Nous avons choisi, pour point de départ de nos recherches, un bacille aérogène isolé dans un cas de cystite, et que nous avons conservé en culture sur gélatine pendant toute la durée de nos expériences.

Pour celles-ci, nous nous sommes exclusivement servis de cultures sur pommes de terre. Elles présentent deux avantages : 1° Elles forment un enduit assez épais, qui se laisse facilement enlever par le grattage et que l'on peut peser exactement et délayer en proportion voulue dans différents liquides. 2° Elles fournissent un matériel d'expérience pur, libre de peptone, de sucre et d'autres substances entrant dans la composition des bouillons et des gélatines.

Les pommes de terre, après ensemencement, restaient exposées pendant deux à quatre jours à la température de la couveuse, puis pendant deux à trois jours à la température de la chambre. Au bout de ce temps, la culture forme un enduit jaune-brun pâle, d'une odeur spéciale, très caractéristique. La masse bacillaire est pesée, délayée dans la proportion de 10 o/o, soit dans l'eau distillée, soit dans l'eau salée physiologique, et additionnée d'éther ou de chloroforme dans le but de tuer les microbes. Nous aurions pu détruire leur vitalité par le chauffage, mais les travaux sur la nature des poisons microbiens dénotent chez ceux-ci une sensibilité telle à l'action de la chaleur, que nous avons exclu ce procédé, sauf quand il se trouvait spécialement indiqué. Comme Salkowsky l'a démontré, le chloroforme et l'éther sont des antiseptiques énergiques; plus d'une fois nous eûmes l'occasion de constater que, mêlés à des cultures dans la proportion à laquelle ils se dissolvent dans l'eau, ils font périr instantanément tous les microbes. Les spores seules échappent à leur action, mais comme le bacille aérogène n'en produit pas, le fait est sans importance pour nous.

L'addition de chloroforme ou d'éther permet de conserver les émulsions pendant des mois, sans qu'elles perdent de leur toxicité. Avant de les employer, il faut chasser l'antiseptique. Grâce à la haute volatilité de ces produits, l'opération se fait facilement, soit par un simple courant d'air, soit par un chauffage à une température peu élevée (30°, 40°, 50°).

Comme animal d'expérience, nous avons choisi le lapin, et nous avons presque toujours pratiqué nos injections dans la cavité péritonéale, au moyen d'une canule de Pravaz à pointe émoussée.

EFFET DE LA TOXINE SUR LE LAPIN.

I. *Effet des fortes doses.*

Injectons dans le péritoine d'un lapin de 1 kilogr. un centimètre cube d'une suspension à 10 o/o.

Presque immédiatement après l'opération, l'animal présente quelques phénomènes d'excitation. Il est agité, dresse les oreilles qui s'injectent, s'élance en avant; très souvent, il se couche en long sur le ventre en proie à une certaine dyspnée, les pattes postérieures en extension, la tête et les oreilles relevées.

Ces symptômes se dissipent après quelques minutes et font place à de l'abattement. L'animal ne quitte plus sa place, il se tient immobile. Très souvent, il prend une position caractéristique, il se ramasse en boule, les pattes postérieures sur la même ligne que les antérieures; il se tient dans cette position pendant des heures, refusant toute nourriture, dans une apathie complète, la tête inclinée, les yeux à demi-fermés, la respiration dyspnéique.

Si la dose cause rapidement la mort, des signes de paralysie se déclarent au bout de quelques heures. Le premier indice est généralement fourni par la tête, qui s'abaisse peu à peu et graduellement, tantôt restant sur la ligne médiane, tantôt déviant soit à droite, soit à gauche. Finalement, l'extrémité du museau touche le sol et la tête repose directement à terre. En même temps, la parésie envahit les quatre membres; ceux-ci deviennent incapables de soutenir le corps et glissent de côté. L'animal s'affaisse et finit par tomber sur le flanc.

Déjà au commencement de l'intoxication, nous avons signalé l'apathie profonde succédant à l'excitation. Quand la paralysie est bien marquée, le sensorium paraît complétement éteint; il se déclare un coma profond, les pupilles ne réagissent plus, une respiration espacée et faible trahit seule la vie, et la mort survient après un refroidissement considérable.

Dans un certain nombre de cas, la mort arrive tranquillement, insensiblement, sans phénomène d'excitation; mais dans la plupart des autres, il survient des convulsions généralisées, se répétant plus ou moins fréquemment et plus ou moins violentes. Quand les accès sont bien marqués, l'animal est jeté sur le flanc, la tête se porte fortement en arrière, les mâchoires se serrent, la colonne vertébrale se recourbe en arrière, la queue se

redresse, les membres se raidissent ou sont animés de mouvements rapides, imitant le galopement. Un cri aigu annonce quelquefois le début. Ces accès durent de quelques secondes à une demi-minute et plus ; quelquefois ils sont rares, d'autres fois ils se répètent 10, 20, 30 fois en une heure. Dans les intervalles, les muscles sont complétements relachés, ou maintenus en contraction légère, de sorte que le corps est plus ou moins recourbé en arrière.

Les convulsions ressemblent, à s'y méprendre, à celles produites par la strychnine, à tel point qu'un observateur non prévenu les croirait déterminées par cet alcaloïde. Une circonstance augmente la ressemblance. Comme les convulsions strychniques, les convulsions dues au bacille aérogène sont provoquées par les excitations des sens ; on peut en déterminer l'explosion en manipulant l'animal, en le touchant, en le soulevant, en frappant sur la table, etc.

Ces symptômes indiquent que le poison a une action énergique sur les centres nerveux. Après un stade d'excitation extrêmement court, il produit la paralysie de l'axe cérébro-spinal, paralysie accompagnée ou non de tétanos.

Outre ces phénomènes nerveux, on constate souvent de la *diarrhée*. C'est un fait déjà signalé par Escherich. La diarrhée est quelquefois légère, d'autres fois très intense, au point de vider, pour ainsi dire, l'animal.

Quant à la marche de la *température*, nous avons déjà signalé ce fait qu'avant la mort la température anale s'abaisse de plusieurs degrés : il y a une véritable période algide. Le lapin se prêtant peu aux expériences d'hyperthermie, nons n'avons pas étudié les oscillations de la température au stade antérieur; mais, chez les chiens, les injections de bacille aérogène, même à petites doses, produisent de la fièvre.

A l'autopsie, le péritoine ne présente rien d'anormal. Dans la muqueuse de l'estomac, de l'intestin grèle et du gros intestin, il y a d'habitude des ecchymoses tantôt rares, tantôt plus nombreuses. Elles siègent surtout dans les cœcums. Les intestins sont plus ou moins distendus, la muqueuse est pâle ou modérément injectée ; les plaques de Peyer sont congestionnées, mais pas sensiblement gonflées. En somme, les altérations du côté du tube digestif se réduisent à de la congestion et à des ecchymoses, encore ne sont-elles pas constantes. Quant aux autres appareils, on n'y remarque rien de spécial.

Tels sont les phénomènes que l'on observe avec les doses assez fortes pour tuer les lapins en moins de 24 heures.

II. *Effets des doses moyennes.*

Si la quantité injectée est trop faible pour amener aussi rapidement la mort, l'immobilité et l'apathie peuvent se prolonger pendant deux jours, trois jours même, avant que la paralysie et le coma ne se déclarent. On peut observer alors également les accès de tétanos décrits plus haut, mais, ici encore, ils sont inconstants; le lapin meurt quelquefois, en effet, sans le moindre symptôme d'excitation motrice. La production ou l'absence des accès n'est pas liée à une variation dans la composition des bacilles, car une même suspension provoque le tétanos chez tel lapin, tandis qu'elle fait périr tel autre sans aucune manifestation convulsive.

Quelquefois la maladie ne suit pas une marche régulièrement progressive; le 2me jour, le 3me jour, le 4me jour après l'injection, un mieux se déclare, l'appétit renaît, mais l'amaigrissement persiste et la mort survient dans un vrai *marasme*, avec ou sans stade tétanique final. Elle peut arriver ainsi huit jours et même davantage après l'injection, sans que les meilleurs soins parviennent à l'écarter.

Le phénomène le plus frappant de cet empoisonnement lent est l'amaigrissement. Peu marqué quand la mort survient dans les 24 heures, il prend après 2 ou 3 jours, des proportions considérables et tout-à-fait disproportionnées avec celui de l'inanition pure. Il n'est pas douteux que le poison du bacille aérogène exerce chez le lapin une influence puissante sur la désassimilation.

Quant à la dose nécessaire pour produire la mort, elle ne peut pas être fixée d'une façon absolument sûre; il faut tenir compte de l'état des animaux, les uns succombant après l'administration d'une quantité qui rend les autres simplement malades, même à poids égal. On peut pourtant considérer comme dose presque sûrement mortelle 0,13 cc. de l'émulsion à 10 0/0 pour 100 gr. de lapin, ce qui équivaut à 0,013 gr. de la masse bacillaire, mais nous avons vu des animaux succomber à des doses bien inférieures, par exemple à l'injection de 0,05 cc. de l'émulsion à 10 0/0 pour 100 gr. de lapin. Par contre, il y en a, de rares il est vrai, qui résistent à la dose double et triple de celle considérée comme devant les faire périr presque infailliblement.

SOLUBILITÉ DU POISON DANS L'EAU.

La première question que nous avons entrepris de résoudre est celle de la solubilité des principes toxiques du bacille aérogène dans l'eau. Comme on le sait, beaucoup d'espèces microbiennes cèdent à ce dissolvant une partie de leurs poisons; c'est le point que nous avons tenu à vérifier en premier lieu, surtout en vue d'expériences qui trouveront leur place plus loin.

Nous l'avons déjà dit, nous avons fait nos émulsions tantôt dans l'eau distillée, tantôt dans l'eau salée physiologique, sans que l'un de ces liquides se soit montré plus avantageux que l'autre. Pour les obtenir exempts de microbes, nous avons eu recours à deux procédés :

1° Nous avons filtré l'émulsion à travers la bougie de CHAMBERLAND ou la bougie de NORDTMEYER (1).

2° Nous avons recueilli la couche transparente, libre de cadavres microbiens, qui se forme peu à peu à la partie supérieure de l'émulsion, quand on laisse à celle-ci le temps de se déposer.

Par ce dernier procédé, on est sûr que le poison ne sera pas affaibli par rétention dans la substance du filtre, comme certaines observations doivent le faire craindre. Malheureusement ce procédé est très lent, car les bacilles se déposent avec une lenteur extrême, et il faut attendre plusieurs semaines au moins avant de pouvoir recueillir une petite quantité de liquide.

Les expériences comparatives que nous avons instituées ne laissent pas apercevoir de différence considérable entre les solutions obtenues par filtrage et celles obtenues par dépôt. Ces dernières paraissent pourtant un peu plus énergiques, comme le tableau suivant l'établit.

TABLEAU I.

Émulsion à 10 0/0, vieille de 38 jours.

	POIDS INITIAL	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	EFFET	POIDS FINAL
Solution filtrée	680	1,3 cc.	0,2	*Mort* après 4 jours	560
	700	2,8 cc.	0,4	Simplement *malade*	650
	720	4,5 cc.	0,6	*Mort* après 4 1/2 j.	540
	720	6 cc.	0,8	*Mort* après 3 j.	530
Solution obtenue par dépôt	480	1 cc.	0,2	*Mort* après 3 1/2 j.	360
	460	2 cc.	0,4	*Mort* après 1 1/2 j.	370
	480	3 cc.	0,6	*Mort* après 3 1/2 j.	420
	500	4 cc.	0,8	*Mort* après 3 1/2 j.	400

(1) H. NORDTMEYER : Ueber Wasserfiltration durch Filter aus gebrannter Infusorienerde; Zeitschrift für Hyg., B. X, 1891.

Ce tableau nous apprend deux choses :

1° La solution obtenue par dépôt a une action supérieure à celle obtenue par filtration. D'un côté, il y a quatre morts; de l'autre, trois. En outre, la première tue plus rapidement que la seconde. La différence n'est néanmoins pas considérable et l'on peut conclure que la bougie ne retient que peu de poison.

2° Si l'on compare ces résultats avec ceux fournis par l'injection de l'émulsion elle-même, on constate qu'ils sont sensiblement inférieurs. La dose d'émulsion, qu'on peut dire fatalement mortelle, est de 0,13 cc. pour 100 gr. de lapin, et elle tue presque toujours en moins de 24 heures, souvent après 12 heures, quelquefois après moins d'heures encore. Or, l'expérience précédente nous donne une guérison sur huit injections; de plus, aucun lapin ne meurt pendant les premières 24 heures, mais ils ont une survie de 1 1/2 à 4 1/2 jours.

On obtient pourtant quelquefois des solutions plus actives. L'expérience suivante en est une preuve.

TABLEAU II.

Émulsion ancienne à 5 0/0. Injection de la couche transparente supérieure.

POIDS	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	EFFET
600 gr.	1 cc.	0,16	Trouvé *mort* le lendemain matin
640 gr.	2 cc.	0,32	*Meurt* avec des convulsions après 24 heures
1040 gr.	7 cc.	0,6	Trouvé *mort* le lendemain matin

Ce liquide se montre notablement plus actif que le précédent : même à doses plus faibles, il détermine la mort dans les 24 heures; ses effets ne sont guère inférieurs à ceux fournis par l'émulsion aux mêmes doses. C'est le liquide le plus toxique que nous ayons eu en mains; et le fait est d'autant plus remarquable qu'il provient d'une émulsion moitié moins forte que celles dont nous nous servions habituellement, 5 0/0 au lieu de 10 0/0. Le poison ne serait-il soluble qu'en petite proportion et l'eau des deux émulsions s'en chargerait-elle en proportions égales? Nous l'ignorons.

Quant à la diffusion du poison dans l'eau, nous croyons qu'elle se fait très rapidement. Nous n'avons pas d'expériences précises sur les solutions datant de quelques jours, mais une solution obtenue en abandonnant les bacilles à eux-mêmes pendant 13 jours nous a donné des résultats positifs : 2 cc. injectés à un animal de 580 gr. (dose pour 100 gr. de lapin : 0,34) l'ont tué en moins de deux jours avec des accès tétaniques francs, qu'on pouvait produire à volonté par les manipulations, et une dose double a amené la mort chez un second lapin du même poids en 30 heures.

Il est probable que le poison commence à diffuser dans le liquide dès que le mélange est fait.

Si nous faisons abstraction des cas de toxicité extraordinaire, nous pouvons dire que deux ou trois centimètres cubes de solution, obtenue soit par filtrage, soit par dépôt, équivallent approximativement à un centimètre cube d'émulsion. Quant aux phénomènes d'intoxication, ils sont les mêmes.

Nous nous sommes assurés par quelques expériences que le sérum et l'eau tenant en dissolution les sels du sérum dans les proportions physiologiques sont également des dissolvants de la substance toxique du bacille aérogène. C'est un résultat auquel on devait s'attendre.

ACTION DE LA CHALEUR.

Une des premières épreuves auxquelles on soumet les cultures pour étudier la nature de leurs produits toxiques, est l'action de la chaleur. Ce sont les résultats fournis par elle que nous allons exposer à présent.

Commençons par une expérience dans laquelle nous faisons agir sur huit lapins 1° une émulsion de microbes vivants; 2° une émulsion chauffée pendant 20 minutes à 60°, 3° une émulsion chauffée pendant le même temps à 100°. Nous disposons ainsi les expériences afin de pouvoir comparer entre elles une culture absolument intacte, une culture tuée, mais dont les produits toxiques, éventuellement les ferments, ont été épargnés autant que possible par la chaleur, et une culture soumise à une température très préjudiciable à la plupart des toxines connues. Les trois émulsions ont été faites avec la même masse bacillaire.

TABLEAU III.

Injection à midi. Nous rappelons que la dose presque fatalement mortelle pour 100 gr. de lapin est de 0,13 cc. de l'émulsion à 10 0/0.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	RÉSULTATS
Bacilles vivants	600	0,5 cc.	0,08	*Guérison*
	680	1 cc.	0,15	*Mort* pendant la nuit
Bacilles chauffés à 60° pendant 20 minutes	600	0,5 cc.	0,08	*Guérison*
	860	1 cc.	0,11	*Mort* pendant la nuit
	660	2 cc.	0,30	*Mort* pendant la nuit
Bacilles chauffés à 100° pendant 20 minutes	580	0,5 cc.	0,08	*Mort* pendant la nuit
	580	1 cc.	0,16	*Mort* après deux jours
	680	2 cc.	0,29	*Mort* pendant la nuit

Ce tableau est aussi démonstratif qu'instructif. Contrairement à toute attente, il nous montre que le chauffage à 60°, et surtout le chauffage à 100° n'ont exercé aucune action sur la toxicité des cultures. Il y a même un certain avantage, avantage purement accidentel sans doute, pour les cultures maintenues à la température de 100°.

Ce résultat nous a engagé à recommencer l'expérience pour la température de 100°.

TABLEAU IV.

Injection à 11 heures. Émulsion à 10 0/0, chloroformisée.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	RÉSULTATS
Émulsion non chauffée	700	0,5 cc.	0,07	*Mort* après 24 heures
	640	1 cc.	0,15	*Mort* après 20 heures
	500	2 cc.	0,40	*Mort* dans la nuit
Émulsion chauffée à 100° pendant 15 min.	560	1 cc.	0,18	*Mort* après 22 heures
	420	2 cc.	0,47	*Mort* pendant la nuit
	540	4 cc.	0,74	*Mort* pendant la nuit
Émulsion chauffée à 100° pendant 45 min.	800	1,5 cc.	0,18	*Mort* pendant la 2me nuit
	490	1 cc.	0,20	*Mort* après 30 heures
	580	2 cc.	0,34	*Guéri* apr. plusieurs jours de maladie
	400	3 cc.	0,75	*Mort* pendant la nuit

Pris dans leur ensemble, ces résultats ne sont guère inférieurs à ceux du tableau précédent. Les animaux injectés avec l'émulsion chauffée pendant 15 minutes succombent aussi rapidement que ceux qui reçoivent l'émulsion non chauffée. Parmi ceux qui sont injectés avec celle maintenue à 100° pendant 45 minutes, il y en a un qui survit, après avoir vu son poids descendre de 580 gr. à 520 en moins de deux jours de temps. Un autre périt pendant la 2me nuit qui suit l'injection, et un troisième, après 30 heures. Le dernier seul meurt dans les 24 heures, tandis que les six premiers lapins du tableau (culture non chauffée et culture chauffée pendant 15 minutes) succombent tous dans ce temps. Si une température de 100° pendant 15 minutes est restée sans effet, il n'en est pas de même de celle prolongée pendant 45 minutes, celle-ci a affaibli la toxine manifestement.

Qu'arrive-t-il quand la température de 100° est continuée pendant trois heures?

TABLEAU V.

Injection à midi.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	RÉSULTATS
Émulsion non chauffée	800	0,5 cc.	0,06	*Guère malade*
	740	1 cc.	0,13	*Mort* pendant la nuit
	800	2 cc.	0,25	*Mort* pendant la nuit
Émulsion chauffée à 100° pendant 3 h.	740	1 cc.	0,13	*Guérison* apr. indisposition
	900	2,25 cc.	0,25	*Mort* pendant la nuit
	680	4 cc.	0,60	*Mort* après 20 heures
	720	6 cc.	0,80	*Mort* après 9 heures

Pour bien juger ce tableau, il faut comparer entre eux les deux lapins qui ont reçu 0,13 d'émulsion et les deux qui en ont reçu 0,25. Des premiers, celui auquel on a donné l'émulsion non chauffée meurt, l'autre n'est que malade. Le chauffage ici encore a été nuisible à l'action toxique; mais, malgré sa longue durée, il n'empêche pas une dose double de produire la mort dans le même temps que chez le lapin témoin.

Enfin, un chauffage de 6 heures n'est pas encore apte à détruire complétement le poison.

TABLEAU VI.

Injection à 5 heures du soir.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	RÉSULTATS
Émulsion non chauffée	560	0,5 cc.	0,08	*Mort* après 19 heures
	560	1 cc.	0,16	*Mort* après 14 heures
	720	2 cc.	0,27	*Mort* pendant la nuit
Émulsion chauffée à 100° pendant 6 h.	600	0,5 cc.	0,08	*Guère malade*
	660	1 cc.	0,15	*Guère malade*
	540	2 cc.	0,37	*Mort* après 22 heures

Si nous résumons ces expériences, nous trouvons que la toxine du bacille aérogène supporte très bien, sans affaiblissement sensible, une température de 100° *pendant* 15 *et* 20 *minutes; elle s'affaiblit, pas considérablement, il est vrai, mais d'une façon déjà nette, quand cette température est prolongée pendant* 45 *minutes et* 3 *heures. Quand elle est maintenue pendant* 6 *heures, le poison a perdu assez de son activité pour qu'il soit nécessaire de quadrupler la dose, afin d'obtenir le même effet qu'avec l'émulsion non chauffée.*

Cette remarquable résistance du poison nous a engagés à étudier l'effet de températures plus élevées encore et voici ce que nous avons obtenu.

TABLEAU VII.

Injection à 10 1/2 heures Émulsion chauffée pendant 20, 40 et 60 minutes à 120° dans l'autoclave.

POIDS DU LAPIN	DURÉE DU CHAUFFAGE	DOSE ABSOLUE	DOSE APPROXIMATIVE POUR 100 GR. DE LAPIN	RÉSULTATS
Lap. I. 1250		1 cc.	0,08	*Mort* pendant la nuit
Lap. II. 1270	20 min.	1 cc.	id.	Perte de poids de 130 gr. *Guérison*
Lap. III. 1220	40 min.	1 cc.	id.	Perte de poids de 270 gr. *Sort inconnu*
Lap. IV. 1200	60 min.	1 cc.	id.	*Mort* après 26 heures

Le résultat de l'expérience nous montre que le poison oppose également une résistance considérable à la température de 120°; mais pour bien en juger, il est nécessaire de se rappeler que la dose de 0,08 pour 100 gr. de lapin est une dose qui est loin d'être sûrement mortelle. Nous avons fixé celle-ci à 0,13. Il n'est donc pas étonnant que le lapin II ait survécu, bien qu'ayant été malade, à preuve la perte de poids. Le lapin III a maigri de 270 gr., mais son sort ultérieur nous est inconnu. Quant au lapin IV, il a succombé après un temps assez court à une dose non fatalement mortelle, maintenue pendant une heure à 120°. Ce fait suffit à lui seul pour établir la fixité de la toxine vis-à-vis des hautes températures. Pour être exact, il faut pourtant reconnaître que la température de 120°, comme celle de 100°, n'est pas indifférente pour le poison. Ce serait forcer l'interprétation du dernier tableau que de vouloir le méconnaître.

NATURE DU POISON.

Le poison du bacille aérogène présente, comme nous venons de le voir, une fixité remarquable vis-à-vis de la chaleur. Tandis que la toxicité des cultures d'autres espèces étudiées dans ces derniers temps se trouve affaiblie dans des proportions considérables par une courte ébullition, et même annihilée, celle de cet organisme n'éprouve par la même opération aucune diminution sensible. D'où vient cette différence? Est-elle produite par la nature spéciale du poison, et ce dernier, au lieu d'être une substance albuminoïde, un ferment, serait-il peut-être de nature alcaloïdique, une ptomaïne? C'est ce que nous nous proposons de résoudre.

Nous avons commencé par soumettre 5 gr. de culture, mis en suspension dans 45 cc. d'eau, à la méthode de Brieger pour l'extraction des ptomaïnes. La suspension, additionnée de 1 cc. d'acide chlorhydrique, fut laissée pendant un jour à la couveuse, afin de faciliter l'extraction. Après réduction de l'acidité à un minimum au moyen du carbonate de sodium, le tout fut évaporé au bain-marie. Pendant cette opération, nous maintenons, par l'addition de petites quantités de carbonate, l'acidité à un degré aussi bas que possible. Le résidu, de consistance sirupeuse, fut repris par 50 cc. d'alcool et trituré soigneusement. La solution alcoolique fut séparée par filtrage et précipitée par une solution alcoolique de sublimé en excès. Celui-ci, comme on le sait, entraîne, avec quelques autres substances, les ptomaïnes sous forme de sels doubles. Or, il ne se produisit qu'une faible

opalescence. Après quelque temps, le rare précipité qui s'était formé, fut séparé par filtration, traité à l'eau bouillante et filtré à chaud. Le filtrat, décomposé par H_2S jusqu'à précipitation complète du mercure et qui devait renfermer les ptomaïnes, fut injecté en totalité à un lapin de 600 gr. qui n'en fut pas même incommodé.

Ce résultat nous paraît très instructif, surtout si l'on songe que l'extraction a porté sur 5 gr. de culture, quantité suffisante pour tuer sûrement une bonne soixantaine de lapins du poids de 600 gr.

Les cultures du bacille aérogène sur pomme de terre ne fournissent donc pas de ptomaïnes par la méthode de Brieger.

On pourrait nous objecter que les dérivés alcaloïdiques de cet organisme sont très instables et détruits par l'une ou l'autre des manipulations par lesquelles ils ont dû passer, mais nous pouvons écarter cette crainte pour les motifs suivants :

1° La macération dans l'acide chlorhydrique pendant 24 heures, n'enlève pas aux cultures leur toxicité, comme des injections faites après neutralisation nous l'ont démontré.

2° Le courant d'acide sullhydrique n'est pas plus délétère. Pour l'établir, nous avons soumis deux portions de suspension bacillaire à un courant de cet acide, l'une pendant un quart d'heure, l'autre pendant trois quarts d'heure, sans qu'il en résultât une diminution de leur pouvoir toxique.

Il ne reste plus qu'à soupçonner l'alcool, mais son contact ne peut être incriminé davantage, comme nous le verrons bientôt.

La méthode de Brieger pour la recherche des ptomaïnes ne nous a donné que des résultats négatifs. Malgré le peu d'espoir de réussir par une autre voie, nous avons eu recours également à la méthode de Gautier (1), mais nous nous sommes assurés dès les premières opérations, par l'injection aux lapins, que le poison était resté en totalité avec les bacilles et qu'il n'y en avait pas trace dans le liquide qui aurait dû le contenir. Aussi, avons-nous renoncé à poursuivre l'extraction.

Enfin, pour avoir tous nos apaisements, nous avons utilisé la solubilité des ptomaïnes, soit à l'état libre, soit à l'état de sels, dans les meilleurs dissolvants des alcaloïdes, et nous avons traité des masses bacillaires par l'alcool, l'éther et le chloroforme, soit comme telles, soit après acidification légère au moyen de l'acide chlorhydrique ou acétique.

(1) A. Gautier : Cours de chimie, t. III, Paris, 1892.

1re *Expérience* : 5 gr. de bacilles en suspension dans 45 cc. d'eau acidifiée légèrement par l'acide acétique sont agités à plusieurs reprises avec des portions d'éther. L'opération dure 45 minutes. Nous obtenons en tout par décantation 110 cc. d'éther, que nous évaporons. Le résidu, y compris quelques globules de graisse, est injecté dans le péritoine d'un lapin de 760 gr., qui n'en subit pas le moindre inconvénient. La même masse bacillaire fut reprise par le chloroforme, et le résidu de la solution chloroformique injecté à un lapin du même poids. L'animal éprouva une diminution passagère de l'appétit, diminution qui disparut le lendemain. Enfin, la même masse fut épuisée par l'alcool et le résidu de l'évaporation introduit dans le péritoine d'un troisième lapin, sans aucune conséquence. Rappelons que les 5 gr. de bacilles suffisaient pour tuer sûrement cinquante lapins de même taille.

2me *Expérience* : 3 gr. de culture furent épuisés successivement :

1° par 57 cc. d'alcool ordinaire pendant 7 jours.
2° par 57 cc. » » + 7 cc. HCl - - -
3° par 57 cc. d'éther légèr. acide - - -
4° par 57 cc. de chloroforme - 10 -

Les liquides furent chaque fois éloignés par décantage, opération très aisée vu la facilité avec laquelle les bacilles se déposent dans ces milieux. La réaction légèrement acide de la solution éthérée provenait d'un résidu d'acide chlorhydrique de la solution alcoolique. Chacune des solutions fut évaporée sur le bain-marie, la solution alcoolique étant ramenée au fur et à mesure de sa concentration à une réaction acide très faible par l'addition de carbonate de sodium. Chaque résidu fut injecté en totalité à des lapins de 480 à 1100 gr. Tous demeurèrent en vie; trois ne présentèrent aucun trouble, le quatrième, celui qui reçut le résidu alcoolique, présenta une courte indisposition.

Fait remarquable, les bacilles, après avoir subi ces quatre extractions, possédaient encore une grande toxicité. Après les avoir mis en suspension dans 27 cc. d'eau, de façon à avoir la solution type à 10 o/o, nous injectâmes 2 cc. dans le péritoine d'un lapin de 860 gr. Il mourut le surlendemain, après avoir présenté pendant plusieurs heures un état tétanique très prononcé.

En résumé, ni la méthode de Brieger, *ni celle de* Gautier, *ni l'extraction au moyen des meilleurs dissolvants des alcaloïdes et de leurs sels ne permettent de retirer du bacille aérogène ses produits toxiques.*

Devant ces résultats, nous dûmes abandonner définitivement l'hypo-

thèse que la toxine était de nature alcaloïdique, hypothèse qui nous avait été suggérée par sa remarquable résistance à la chaleur ; à partir de ce moment, nous imprimâmes à nos recherches une autre direction.

Les travaux de Brieger et Fränkel, de Roux et Yersin et d'autres ont montré que les produits toxiques des bactéries étaient formés de corps se rattachant par leurs propriétés aux substances albuminoïdes, et plus particulièrement aux ferments.

Une de ces propriétés consiste dans la précipitation de leur solution aqueuse par l'alcool.

Comme nous l'avons vu plus haut, la toxine du bacille aérogène est soluble dans l'eau. Qu'arrive-t-il si l'on verse de l'alcool dans cette solution? On voit immédiatement se produire une opalescence légère, qui n'augmente plus dès que l'on a ajouté trois à quatre volumes d'alcool fort. Si l'on sépare par filtration le faible précipité qui se dépose au bout de quelque temps et qu'on l'injecte aux lapins, ceux-ci succombent avec la symptomatologie ordinaire.

Exemple : 11 cc. d'une solution obtenue par filtrage sont précipités avec quatre fois leur volume d'alcool. Le précipité est redissous, sans résidu, dans 11 cc. d'eau, et de cette solution nous injectons à un lapin de 770 gr., toujours dans le péritoine, 4,5 cc. L'animal mourut pendant la nuit. Quant à la solution alcoolique, elle fut évaporée au bain-marie, et le résidu, injecté à un lapin beaucoup plus petit, de 480 gr., fut sans conséquence pour celui-ci.

La toxine est précipitée de ses solutions aqueuses par l'alcool. Voilà déjà un caractère qui la rapproche des toxalbumines.

Un autre caractère de ces dernières est de ne pas être dialysables. La toxine du bacille aérogène est également dénuée de cette propriété. Voici une expérience qui le démontre.

Expérience de dialyse. Une suspension de bacilles à 10 0/0, après s'être déposée et avoir été décantée une première fois, fut additionnée d'une quantité d'eau égale à celle enlevée : et, après un nouveau temps de repos, elle fournit la solution qui servit à l'expérience. Une partie de cette solution fut conservée comme témoin, une autre fut soumise à la dialyse en présence d'une considérable quantité d'eau. La surface du dialysateur fut choisie assez grande pour que la couche intérieure n'eût que deux à trois millimètres d'épaisseur. Le liquide à dialyser fut chloroformé et recouvert de façon à rendre l'évaporation et, par conséquent, la concentration impossible. Après 48 heures de dialyse, la solution fut injectée, concurremment avec la solution témoin et à doses proportionnelles à des lapins.

TABLEAU VIII.

SOLUTION NON DIALYSÉE				SOLUTION DIALYSÉE			
POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	RÉSULTATS	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	RÉSULTATS
800 gr.	4 cc.	0,25	*Pas malade*	800 gr.	2 cc.	0,25	*Indisposition légère*
760 gr.	2,9 cc.	0,38	*Indisposition légère*	720 gr.	2,8 cc.	0,38	*A peine indisposé*
400 gr.	4 cc.	1,00	*Indisposition légère*	420 gr.	4 cc.	1,00	Malade Malgré le retour de l'appétit, l'amaigrissement continue *Mort* après 9 jours
360 gr.	7 cc.	1,90	Bien malade *Mort* après 11 j.	360 gr.	7 cc.	1,90	Bien malade Trouvé *mort* après 28 heures
500 gr.	12 cc.	2,40	Trouvé *mort* le lendemain	360 gr.	8,6 cc.	2,40	Bien malade Trouvé *mort* après 28 heures

L'expérience est décisive. Bien que la solution soit faible dans ses effets, ce qui tient probablement à ce qu'elle constitue une deuxième extraction, ce tableau nous apprend que la toxine soumise à la dialyse n'a pas perdu de sa puissance. Nous devrions même conclure à une recrudescence de force, puisqu'elle nous donne trois morts contre deux, si nous ne savions qu'il faut tenir compte de la réceptivité individuelle.

En même temps que cette expérience, nous en avons fait une autre, une expérience témoin, dans laquelle nous avons soumis à la dialyse une solution de 1 0/0 de sel marin; après 24 heures, la majeure partie du chlorure de sodium avait passé; après 48 heures, le nitrate d'argent n'en révélait plus à l'intérieur du dialysateur.

La toxine du bacille aérogène ne jouit pas de la propriété de dialyser; c'est une substance colloïde; par ce second caractère également elle se place parmi les toxalbumines.

Un troisième caractère des toxalbumines est d'être entraînées facilement par les précipités qui se forment dans son sein.

Voyons comment se comporte notre toxine.

Dans 25 cc. de filtrat, obtenu par la bougie, nous dissolvons 4 grammes de phosphate de sodium que nous précipitons par du chlorure de calcium, de façon à laisser un peu de phosphate sodique en solution. Le précipité fut recueilli sur un filtre de papier et exprimé. Nous en prélevâmes une portion grosse comme une noisette, que nous injectâmes à un lapin de 1330 gr., après l'avoir délayée dans 5 cc. d'eau. Le lendemain matin, le lapin présentait tous les symptômes de l'empoisonnement : apathie, position en boule, diarrhée, etc. Le soir, il était couché sur le flanc, paralysé des membres et présentant des accès tétaniques très caractérisés. Il mourut pendant la nuit. Le précipité de phosphate renfermait donc des quantités notables de poison. Quant à la solution, elle n'en renfermait plus que des traces. En effet, 15 cc. de cette solution, correspondant à 9 cc. de la solution primitive de 25 cc., furent injectés à un lapin de 1410. Cette dose, sûrement mortelle avant la précipitation, causa passagèrement la perte de l'appétit et de la vivacité, mais après 24 heures, l'état normal reparut.

La toxine du bacille aérogène est entraînée par le précipité de phosphate calcique, troisième caractère qui la range parmi les toxalbumines.

ACTION DES SUCS GASTRIQUES ET PANCRÉATIQUES SUR LA TOXINE.

Tout récemment Gamaleïa a fait des recherches pour prouver que les toxalbumines sont des nucléoalbumines. Il fonde son assertion sur l'action exercée par le suc pancréatique sur le poison de la diphtérie;celui-ci est détruit.

Ces recherches nous ont engagés à étudier d'une manière spéciale l'action des sucs digestifs sur le poison du bacille aérogène, et en les exécutant, nous avons eu pour but non seulement d'examiner la manière dont se comportait notre toxine, mais aussi d'élucider son sort dans le tube digestif, où elle doit se rencontrer certainement en dehors des bacilles, c'est-à-dire en solution dans le chyle.

Nous commençons par exposer nos expériences faites avec le suc gastrique.

La digestion gastrique nécessitant l'intervention de l'acide chlorhydrique, nous avons voulu rechercher en premier lieu, si cet acide exerçait par lui-même quelque action sur la toxine. Dans ce but, nous fîmes digérer à la couveuse une suspension à 10 0/0 de bacilles en présence de 1 et de 2 0/00 d'acide chlorhydrique. Voici les résultats.

TABLEAU IX.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	ACIDE CHLORHYDRIQUE	RÉSULTATS
2 jours de couveuse	720 gr.	1 cc.	0,13	1 0 00	*Mort* pendant la nuit
	620 gr.	1 cc.	0,16	2 0 00	Gravement malade dès le surlendemain ; *meurt* la quatrième nuit après l'injection
4 jours de couveuse	720 gr.	1 cc.	0,13		Trouvé *mort* le 3me jour
	450 gr.	0,8 cc.	0,17		Dès le lendemain, gravement indisposé; trouvé *mort* le 3me jour

Comme un coup d'œil jeté sur la colonne de la dose relative le démontre, le 1er et le 3me lapin ont reçu précisément la dose considérée comme sûrement mortelle, le 2me et le 4me une dose un peu plus forte. On devait donc s'attendre à les voir périr tous les quatre, c'est ce qui est effectivement arrivé. Ceux qui ont reçu la suspension exposée pendant deux jours à l'acide chlorhydrique meurent, l'un pendant le premier jour, l'autre pendant le quatrième; ceux qui ont reçu la même suspension après 4 jours de contact, succombent tous les deux pendant le troisième jour. L'expérience démontre clairement que les bacilles supportent pendant un temps considérable la présence de l'acide chlorhydrique dans la proportion nécessaire pour une bonne digestion gastrique.

Que se produit-il si l'on met les bacilles en présence des deux facteurs de la digestion stomacale : l'acide chlorhydrique et la pepsine?

La pepsine, employée par nous, provenait d'une extraction d'estomac de porc par la glycérine. Notre extrait était doué de propriétés digestives énergiques; au moment de l'employer, nous avons constaté qu'un centimètre cube de solution glycérique, additionnée de 10 cc. d'eau et d'une goutte d'acide chlorhydrique, dissolvait, au bain-marie, en 5 minutes de temps, la presque totalité d'une pelote de fibrine du volume d'un gros pois. Après 10 minutes, il ne restait plus que des traces de cette dernière.

Quant à l'action du ferment pepsinique sur les animaux, nous n'avons pas à nous en occuper; en effet, si on l'injecte à dose triple de celle employée pour la digestion, il n'occasionnait pas le moindre trouble.

TABLEAU X.

Suspension mise à digérer à la température du corps dans la proportion suivante : suspension bacillaire, 9 cc.; extrait glycér. d'estomac de porc, 1 cc.; acide chlorhydrique, 1 goutte. Évaporation empêchée par la fermeture du vase. Dose injectée à tous les lapins, 0,10 pour 100 grammes, c'est-à-dire une dose inférieure à la dose sûrement mortelle (0,13).

POIDS DU LAPIN	DURÉE DE LA DIGESTION	RÉSULTATS
760	Pas de digestion	*Gravement malade*
		Perte de poids de 80 gr. après 3 jours
660	30 minutes de digestion	*Mort* après 3 jours
620	1 1/2 heures »	*Malade*
		Perte de poids de 70 gr. après 4 jours
520	2 1/2 heures »	Trouvé *mort* après 4 jours
		Perte de poids de 120 gr.

Les résultats sont panachés. Mais si l'on se rappelle que la dose choisie ne produit pas régulièrement la mort, ils deviennent très instructifs. Le témoin survit, il en est de même du troisième lapin (digestion de 90 minutes), mais le deuxième et le quatrième succombent. Ce dernier résultat surtout est intéressant : un suc gastrique qui dissout rapidement une quantité notable de fibrine en quelques minutes, ne montre pas d'action sur les bacilles après deux heures et demie de contact.

L'expérience suivante, quoique faite avec une suspension assez faible dans son action, est tout aussi concluante.

TABLEAU XI.

Même suc gastrique, dans les mêmes proportions que précédemment. Poids des lapins 400 gr., quantité injectée 1 cc.

DURÉE DE LA DIGESTION	RÉSULTATS	
Pas de digestion	*Gravement malade*	*Guérison.*
30 minutes de digestion	»	*Mort* après 2 jours
1 heure de digestion	»	*Guérison*
2 heures de digestion	»	*Mort* après 1 jour
5 heures de digestion	»	*Mort* après 5 jours

Dans les deux expériences précédentes, il est question de la digestion d'une *émulsion* ; dans la suivante de celle d'une *solution*, obtenue par dépôt et dont tous les bacilles sont éliminés.

TABLEAU XII.

Digestion pendant 24 heures à la couveuse.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	RÉSULTATS
Solution comme telle	700	2,5 cc.	0,35	*Mort* après 5 heures
Solution acidifiée par 11 cc.	1500	5 cc.	0,33	*Mort* pendant la nuit
Solution + acide chlorhydrique + pepsine	1080	3,75 cc	0,34	*Mort* après 8 heures

Cette expérience portant sur une solution est très intéressante. Ici, tout le poison étant dissous, les facteurs de la digestion stomacale devaient immédiatement le rencontrer. Malgré cela, le poison est resté intact.

Nous pouvons conclure que le suc gastrique n'exerce pas d'effet destructif appréciable sur la toxine du bacille aérogène.

Arrivons à la digestion pancréatique. Le ferment nous a été fourni par un pancréas de porc, trituré finement et extrait par la glycérine pendant plusieurs jours. Après filtration, la solution glycérique fut précipitée par l'alcool et le précipité redissous dans l'eau chloroformée. C'est cette dernière qui nous servit pour nos expériences dans la proportion de 1 pour 9 d'émulsion. Mêlée dans la même proportion à de l'eau carbonatée à 1 o/o, elle dissolvait une pelote de fibrine en peu de minutes. Dans la crainte que le carbonate de sodium, indispensable pour obtenir une action énergique de la trypsine, n'exerçât par lui-même une action fâcheuse sur la toxine, nous avons arrangé nos expériences de façon à pouvoir injecter parallèlement une émulsion simplement carbonatée, et une émulsion renfermant les deux facteurs de la digestion.

Comme les tableaux suivants le prouvent, la trypsine n'exerce pas plus d'action que la pepsine.

TABLEAU XIII.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	DURÉE DE LA DIGESTION	RÉSULTATS
Témoin (Émulsion pure)	500	2 cc.	0,40		*Mort* après 2 heures
Émulsion simplement additionnée de carbonate de sodium (1 0/0)	560	2 cc.	0,34	1/2 heure	Trouvé *mort* après 5 1/2 h.
	530	2 cc.	0,37	1 »	Trouvé *mort* après 5 h.
	540	2,9 cc.	0,53	2 »	Trouvé *mort* après 6 h.
	420	1,5 cc.	0,35	8 »	Trouvé *mort* le lendemain. L'injection avait été faite à 6 heures du soir
	490	2 cc.	0,40	25 »	Trouvé *mort* le lendemain
Émulsion + 1 0/0 de carbonate + trypsine	560	2 cc.	0,34	1/2 »	
	660	2,5 cc.	0,38	1 »	Trouvé *mort* après 3 h.
	620	2,2 cc.	0,35	2 »	Trouvé *mort* après 4 h.
	540	2 cc.	0,37	8 »	Trouvé *mort* le lendemain matin. L'injection avait été faite à 6 heures du soir
	660	2 cc.	0,30	25 »	Trouvé *mort* après 5 h.

Cette expérience se passe de longs commentaires; ni le carbonate, ni le carbonate associé à la trypsine, même après des contacts prolongés, n'ont pas d'action nette sur le pouvoir toxique.

Voici une seconde expérience du même genre fournissant le même résultat.

TABLEAU XIV.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	DURÉE DE LA DIGESTION	RÉSULTATS
Émulsion pure	1140	1 cc.	0,08		Trouvé *mort* après 9 h.
	1060	2 cc.	0,18		Trouvé *mort* le lendemain matin
Émulsion + carbonate + ferment.	1050	2 cc.	0,19	1 1/2 heure	
	1120	2 cc.	0,17	2 1/2 »	Trouvé *mort* après 6 h.
	1160	2 cc.	0,17	9 »	*Mort* pendant la nuit. Injection à 7 heures du soir
	960	1 cc.	0,10	23 »	Trouvé *mort* après 2 j.
	860	2 cc.	0,23	23 »	Trouvé *mort* le lendemain matin

Cette expérience confirme pleinement la précédente, mais elle est plus intéressante au point de vue suivant. L'émulsion digérait une petite pelote de fibrine en 10 minutes au début de la digestion; après les 23 heures de couveuse, elle mettait 30 minutes pour parfaire le même travail. Si cette expérience nous apprend que la liqueur digestive s'était affaiblie, elle nous enseigne par contre que le ferment était resté actif pendant toute la durée de la digestion. La toxine a donc été soumise pendant 23 heures à l'action de la trypsine.

Nous finissons par deux expériences dans lesquelles nous avons soumis à la digestion pancréatique non plus les bacilles, mais une *solution* de toxine.

TABLEAU XV.

Durée de la digestion : 5 heures.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	RÉSULTATS
Solution seule	600	5 cc.	0,83	*Mort* dans la nuit
	840	10 cc.	1,19	*Malade*
Solution + carbonate	680	5 cc.	0,73	*Mort* dans la nuit
	780	10 cc.	1,28	*Mort* dans la nuit
Solution + carbonate + trypsine	770	5 cc.	0,64	*Mort* après 2 jours
	1020	10 cc.	0,98	*Mort* après 3 jours

TABLEAU XVI.

Durée de la digestion : 24 heures.

	POIDS DU LAPIN	DOSE ABSOLUE	DOSE POUR 100 GR.	RÉSULTATS
Solution	720	5 cc.	0,67	*Mort* après 5 heures
Solution + carbonate	740	5 cc.	0,67	*Mort* dans la nuit
Solution + carbonate + trypsine	740	5 cc.	0,69	*Mort* dans la nuit

Nous pouvons sûrement conclure de toutes ces expériences que les sucs gastrique et pancréatique n'exercent aucune action manifeste sur la toxine du bacille aérogène, même après la durée énorme de 24 heures de digestion. En ne considérant que certains résultats isolés, on pourrait être porté à admettre que la digestion est nuisible, mais les faits défavorables sont compensés par d'autres. Les irrégularités s'expliquent, si l'on considère que bien souvent la dose choisie était inférieure à la dose sûrement mortelle. Cependant, en admettant même que la toxine soumise à la digestion se soit trouvée un peu moins souvent meurtrière ou un peu plus paresseuse, il ne nous semble guère licite d'en conclure que son affaiblissement est la conséquence d'un travail digestif. Un des caractères des ferments digestifs est de produire des modifications rapides et profondes; c'est avec ce caractère que nous apparait l'action des sucs gastrique et pancréatique sur la fibrine; au bout de quelques minutes celle-ci est non seulement dissoute, mais passe par toute une série de transformations. Nous assistons là à une véritable action de ferment. Mais un affaiblissement léger, une destruction à peine perceptible, surtout de produits en dissolution, ne nous sembleraient pas pouvoir être rapportés à un travail de cette nature. Nous préférons y voir l'effet de causes étrangères à la digestion. Cette interprétation n'a du reste rien de forcé; nous voyons une foule de principes s'affaiblir sans qu'ils soient soumis à une action digestive. Pour en trouver des exemples, il n'est pas nécessaire d'aller bien loin. Dans l'expérience relatée au tableau XIV, nous avons recherché deux fois le pouvoir digestif de notre émulsion : une première fois immédiatement après le mélange, et une seconde fois après 23 heures. La première fois, la fibrine fut dissoute en 10 minutes, la seconde fois après 30 minutes. Dira-t-on que la trypsine s'est affaiblie parce qu'elle a été digérée? Certainement non. De même, nous considérons l'affaiblissement léger de notre toxine, si affaiblissement il y a, comme produit par des causes indéterminées, mais indépendantes de la digestion.

Les notions fournies par ces expériences sont intéressantes au point de vue clinique. Nous portons, à n'en point douter, dans notre intestin une certaine quantité de toxine libre, soit celle du bacille aérogène, soit celle si rapprochée, sinon identique, du bacille commun de l'intestin. Nous n'en éprouvons pourtant pas la moindre incommodité. Pourquoi? Est-ce parce que la toxine est détruite par les ferments digestifs, comme les expériences de Gamaleïa auraient pu le faire supposer? Nos recherches ne légitiment pas cette interprétation; il faut chercher au contraire le maintien de l'état de santé dans lequel nous vivons dans l'intervention d'autres facteurs. Nous

reviendrons sur cette question dans un prochain travail, qui est presque achevé. Contentons-nous de faire remarquer que la présence dans le tube digestif de substances toxiques d'origine microbienne et réfractaires à la digestion est de nature à appuyer par des faits la théorie de l'auto-infection.

ACTION DE L'OXYGÈNE ET DE LA LUMIÈRE.

Diverses toxines, étudiées jusqu'à présent, se sont montrées extrêmement sensibles à ces deux facteurs. C'est ce qui nous a engagés à examiner leur action sur le poison du bacille aérogène.

Action de l'oxygène. Une *solution* de toxine, obtenue par dépôt, fut divisée en deux portions, et l'une des deux fut soumise à un courant d'air pendant 36 heures. Pour exclure l'action de la lumière, l'opération fut faite dans un endroit obscur. Les résultats de l'opération sont consignés dans le tableau suivant.

TABLEAU XVII.

	POIDS DU LAPIN	DOSE	RÉSULTATS
Portion témoin	500	1 cc.	*Mort* après 21 jours
	500	2 cc.	*Mort* id.
	500	3 cc.	*Mort* après 36 heures
	900	7 cc.	*Mort* après 3 jours
Portion soumise à un courant d'air	760	1,5 cc.	*Mort* après 4 heures
	600	2,4 cc.	*Malade* pendant 1 jour
	560	3,3 cc.	*Malade* pendant 2 jours
	600	5 cc.	*Mort* après 2 3/4 heures

L'expérience montre que la toxine n'est pas détruite par l'oxygène, du moins à la température de la chambre.

Si l'on combine l'action de ce gaz avec celle de la lumière solaire, l'émulsion ne perd pas davantage sa toxicité.

Comme exemple, citons l'expérience suivante : Une certaine quantité d'émulsion fut versée dans un matras à fond large, de façon à ce que la couche n'avait pas plus de 1 à 2 millimètres d'épaisseur. Le matras fut bouché avec un tampon d'ouate, et le tout fut exposé aux rayons directs du soleil. La minceur de la couche de liquide et la perméabilité du bouchon laissaient à l'air une liberté d'action suffisante. Après 15 jours d'exposition,

la toxicité de cette émulsion fut comparée à la même émulsion maintenue à l'obscurité dans un flacon hermétiquement fermée. Deux lapins de 700 gr. environ furent injectés avec un et deux centimètres cubes de la première, et deux autres, du même poids, avec la même quantité de la seconde. Les quatre animaux moururent pendant la nuit. L'insolation prolongée était donc restée sans effet.

Toutes ces expériences permettent-elles de préciser davantage la nature chimique de la toxine du bacille aérogène?

Elle n'est certainement pas de nature alcaloïdique. De grandes masses, traitées par les diverses méthodes appropriées, ne nous ont fourni que des substances inoffensives, ou tout au plus capables d'indisposer passagèrement le lapin. Encore, devait-on les administrer à dose extraordinairement élevée pour produire ce trouble éphémère. Nous pouvons donc affirmer que les ptomaïnes n'interviennent pas dans les phénomènes que nous avons observés.

Faut-il classer notre toxine parmi les substances albuminoïdes et en faire une toxalbumine? Son insolubilité dans l'alcool, sa nature colloïdale nous font incliner vers cette interprétation, mais nous devons pourtant reconnaître que cette opinion est difficilement conciliable avec sa résistance à la chaleur et à la digestion.

Que penser de l'opinion de GAMALEÏA, qui, comme nous l'avons vu, range les toxines parmi les nucléines?

Cet observateur, dans une note parue dans le courant de l'année (1), essaie de préciser la nature chimique des poisons microbiens en faisant agir sur eux différents ferments. Comme objet d'étude, il choisit le poison diphtéritique, et il le soumet à l'action du suc gastrique et à celle du suc pancréatique. Il trouve que la pepsine exerce une action destructive énergique sur cette toxine. Vingt-quatre heures de contact suffisent pour priver les liquides filtrés les plus virulents de leur toxicité si caractéristique. Le liquide pepsiné pouvait être injecté aux cobayes, sans amener leur mort, à des doses cinquante fois plus grandes que celles qui, sans pepsine, tuaient les animaux en vingt-quatre heures.

La trypsine agit comme la pepsine, avec cette différence que son action est plus courte, le poison étant détruit en quelques heures.

Les cultures de diphtérie, soumises à la digestion, ne deviennent pour-

(1) N. GAMALEÏA : De l'action des ferments solubles sur le poison diphtéritique; Comptes rendus de la société de biologie, 1892.

tant pas inoffensives. Les animaux qui en reçoivent de fortes doses succombent encore, mais sans présenter l'empoisonnement aigu, caractérisé par l'œdème au point d'inoculation, par l'hyperhémie des capsules surrénales et de l'intestin grêle, par la pleurésie séreuse ; ils maigrissent, deviennent cachectiques et finissent par périr des suites d'un empoisonnement chronique.

Voici comment Gamaleïa interprète la modification que la digestion, soit gastrique, soit pancréatique imprime à la toxine. Le poison diphtéritique est une substance albuminoïde, et pour ce motif il est attaqué par les ferments protéolytiques : la pepsine et la trypsine. On doit admettre qu'il constitue une nucléine composée, ou, autrement dit, une nucléoalbumine. C'est lui qui produit les symptômes caractéristiques de l'empoisonnement diphtéritique. Sous l'action des ferments digestifs, il subit un dédoublement donnant naissance à une nucléine, qui est le poison cachectisant.

Ces expériences de Gamaleïa, tout intéressantes qu'elles soient, ne nous semblent pas prouver l'existence chez les microbes d'un premier poison, une nucléoalbumine, donnant par décomposition, un second poison, une nucléine. Elles seraient décisives, si cet auteur avait pu opérer sur une substance chimiquement pure ; il aurait bien fallu alors considérer le deuxième poison comme dérivant du premier. Mais rien ne prouve que dans les cultures filtrées de diphtérie il n'y a pas originairement deux poisons : un poison produisant les symptômes propres à la maladie et détruit par la digestion, et un autre déterminant la cachexie et réfractaire aux ferments. C'est une supposition aussi légitime que celle adoptée par Gamaleïa ; elle rend tout aussi bien raison des faits ; la toxine spécifique, à action rapide, étant détruite, la toxine cachectisante a l'occasion et le temps de manifester ses effets propres.

Dans ces dernières années, les toxines de divers microbes sont devenues l'objet de recherches systématiques ; les mieux étudiées sont la toxine de la diphtérie, celle du tétanos et celle du choléra. Comme la toxine du bacille aérogène s'écarte notablement de ces dernières par ses propriétés, nous pensons qu'un parallèle entre cet organisme et ceux que nous venons d'énumérer est tout indiqué.

Action de la chaleur. Les poisons de la diphtérie, du tétanos et du choléra sont très sensibles à la chaleur.

Roux et Yersin (1) ont établi que celui de la diphtérie subit un

(1) Roux et Yersin : Contribution à l'étude de la diphtérie ; Ann. de l'Inst. Pasteur, 1889.

affaiblissement notable quand on le chauffe pendant deux heures à 58°. Une température de 100° lui enlève rapidement toute son action spécifique. L'action délétère de la chaleur fut confirmée par Brieger et Fraenkel (1).

Faber (2) a vu que le poison diphtéritique devient inerte quand il est exposé pendant 5 minutes à 65°. Cette instabilité vis-à-vis de la chaleur fut confirmée par Tizzoni et Cattani, par Vaillard et Vincent et par Kitasato.

Gamaleïa (3) a trouvé que les cultures du choléra perdent toute leur action diarrhéique quand on les chauffe au-delà de 60°. Même les températures plus basses de 50°, 45° et 43°, agissant longtemps, décomposent le principe diarrhéique.

Le poison du bacille aérogène présente au contraire une résistance extraordinaire à la chaleur (voir p. 312 et suiv.). Des températures de 120°, prolongées pendant 60 minutes, n'ont pas d'action manifeste sur sa toxicité. Les lapins, injectés avec les bacilles ainsi traités, meurent aussi rapidement et avec les mêmes symptômes que ceux qui reçoivent les bacilles simplement tués par le chloroforme ou l'éther.

Influence de la lumière. Vaillard et Vincent (4) ont démontré que la toxine du tétanos est détruite par l'insolation. D'après Kitasato, elle est décomposée après une exposition de 15 à 18 heures.

Après avoir été exposé pendant des mois, plusieurs heures par jour, aux rayons du soleil, notre bacille n'éprouve aucun affaiblissement dans ses effets (voir p. 328 et suiv.).

Action de l'oxygène. D'après Hueppe, la toxine du choléra serait rapidement décomposée par l'oxygène de l'air; l'expérience, exposée p. 328, démontre qu'un courant d'air agissant pendant 24 heures n'exerce sur le poison de l'aérogène aucune action appréciable.

Sucs digestifs. D'après Gamaleïa, la pepsine détruit en 24 heures le poison diphtéritique ; la trypsine fait la même chose en quelques heures. La toxine de notre bacille résiste au moins pendant 48 heures, c'est-à-dire pendant un temps double.

Telles sont les nombreuses différences qui séparent notre organisme de ceux étudiés antérieurement. *On peut les résumer en disant que la toxine de l'aérogène présente aux divers agents destructifs : chaleur, lumière, oxygène, sucs digestifs une résistance incomparablement plus forte.*

---

(1) Brieger et C. Fraenkel : Untersuchungen über Bakteriengifte; Berl. klin. Wochenschr., 1890.

(2) Faber : Die Pathogenese des Tetanus; Berl. klin. Wochenschr., 1890.

(3) Gamaleïa : Recherches expérimentales sur les poisons du choléra; Arch. de méd. expérim., 1892.

(4) Vaillard et Vincent : Le poison tétanique; C. R. de la société de Biologie, 1890.

On sait du reste depuis longtemps que certains produits microbiens conservent leur action pathogène, après avoir subi l'ébullition et même après avoir été exposés à des températures de 120°. Les produits pyrétogènes semblent particulièrement jouir de cette propriété. Il suffit de citer, parmi les mieux connus, la tuberculine. Il y a plus; certains travaux ont démontré que si, par la chaleur ou par quelque autre moyen violent, on enlève aux cultures de diphtérie et de choléra leur toxine spécifique, ces cultures ne deviennent pas inoffensives, mais conservent un pouvoir toxique se distinguant du pouvoir antérieur par une action plus faible et des manifestations différentes. Notre toxine serait-elle analogue à ce second poison; le poison primaire nous aurait-il échappé? Nous nous sommes posé cette question. Nous croyons pouvoir y répondre en affirmant que rien ne justifie l'existence d'un poison instable dans les cultures du bacille aérogène, et cela pour deux motifs : 1° Nos cultures ont été stérilisées non pas par la chaleur, mais au moyen du chloroforme ou de l'éther. Or ces agents sont sans action sur les ferments, à tel titre qu'on les emploie pour empêcher la putréfaction de s'établir dans les digestions. 2° Nous avons inoculé un certain nombre de lapins avec des émulsions de cultures vivantes, et nous n'avons aperçu entre l'action de ces dernières et celles des mêmes cultures stérilisées par le chloroforme aucune différence justifiant l'adoption de deux poisons différents. Les symptômes de l'intoxication sont les mêmes; des deux côtés, la paralysie de l'axe cérébro-spinal domine la scène; des deux côtés, on observe des symptômes d'excitation plus ou moins prononcés, et il peut se déclarer une diarrhée plus ou moins abondante. La rapidité avec laquelle la mort survient constitue la seule différence manifeste, mais nous croyons que cette différence s'explique tout naturellement par la nature particulière de ces deux émulsions. L'une ne renferme que des organismes morts, la dose de poison introduite est définitive et ne va plus en augmentant; l'autre contient les organismes vivants; ceux-ci continuent à vivre, à assimiler, à désassimiler et, par conséquent, à jeter continuellement une nouvelle quantité de toxine dans la circulation. Il n'est donc pas étonnant que les animaux empoisonnés avec les bacilles vivants succombent plus rapidement, surtout si l'on songe à la grande facilité de reproduction du bacille aérogène.

LE STATOBLASTE

DES

PHYLACTOLÉMATES

(BRYOZOAIRES D'EAU DOUCE)

ÉTUDIÉ CHEZ

L'ALCYONELLA FUNGOSA

ET LA

CRISTATELLA MUCEDO

PAR

le Docteur P. DEMADE

(*Mémoire déposé le 1r juillet* 1891.)

A Monsieur le Professeur

J. B. CARNOY

EN TOUTE RECONNAISSANCE

LE STATOBLASTE DES PHYLACTOLÉMATES

(BRYOZOAIRES D'EAU DOUCE)

étudié chez l'**Alcyonella fungosa** et la **Cristatella mucedo** (1)

BUT ET DIVISION DE CE MÉMOIRE

Depuis la découverte faite par TREMBLEY, en 1743, du polype à panache (*Lophopus cristallinus*), c'est-à-dire depuis près de cent cinquante ans, les bryozoaires n'ont cessé d'être pour les naturalistes un sujet de travaux et de discussions. Une bibliographie complète des bryozoaires contiendrait le nom de tous les zoologistes et la nomenclature de tous les recueils de zoologie depuis un siècle et demi. Ce travail de classement, tout intéressant qu'il soit pour l'histoire de cette partie des sciences naturelles, n'entre pas dans le cadre forcément restreint de cette étude. Un mémoire, comme celui que nous présentons, ne saurait avoir des prétentions à quelque grande découverte zoologique; il élucide un point obscur et contesté, répond à une question; rien de plus.

Nous avons choisi comme sujet d'étude le *Statoblaste* de deux bryozoaires d'eau douce, que l'on rencontre assez communément en Belgique :

l'*Alcyonella fungosa*;
la *Cristatella mucedo*.

---

(1) Ce mémoire a été déposé à la rédaction le 1er juillet 1891. Pour des raisons indépendantes de la volonté de l'auteur, l'impression a dû en être retardée jusqu'à ce jour. *(Note de la Rédaction.)*

La reproduction chez les bryozoaires a été le point de départ de travaux multiples, et les naturalistes sont encore arrêtés aujourd'hui vis-à-vis de la reproduction polymorphe de ces intéressants molluscoïdes.

Nous avons eu la bonne fortune de pouvoir suivre, chez les deux espèces prémentionnées, l'évolution du statoblaste depuis son premier jour jusqu'à son entier développement; notre attention a été particulièrement attirée sur les deux points tant controversés du statoblaste :

a) La membrane.

La membrane dont l'origine d'après tous les observateurs, et Max Verworn encore en 1887, devait être attribuée à une sécrétion, et qui n'est d'après nous, — nous le prouverons — malgré ses modifications et ses détails infinis, que le résultat d'une transformation, d'une différentiation cellulaire que nous appellerons chitinisation;

b) La masse statoblastique.

La masse statoblastique (*Bildungsmasse* des auteurs allemands) est d'une structure si simple, si typique, que nous ne nous expliquons pas les idées erronées qui règnent encore à son sujet.

Nous avons simplifié le problème autant qu'il nous a été possible de le faire, en le réduisant à une question de structure et de composition cellulaires.

C'est le résultat de ces recherches, fruit d'un travail lent et consciencieux, que nous consignons dans cette étude.

APERÇU HISTORIQUE

I. Etudes sur l'œuf et le statoblaste (Alcyonella fungosa-Cristatella mucedo).

A. Le statoblaste est seul connu, il est pris pour l'œuf véritable.

Nous exposons ici, sous le titre d'aperçu historique, le résultat des études faites jusqu'à ce jour sur l'objet que nous nous proposons d'étudier, nous réservant de discuter plus tard et plus en détail, s'il y a lieu, les travaux de nos devanciers.

C'est Trembley, en 1743, qui découvre le premier polype bryozoaire : le *Lophopus cristallinus.*

Onze ans plus tard, en 1754, Rösel, en examinant des *Lemna* dans l'eau, aperçoit une nouvelle espèce de polype qu'il dénomme *kleine Vederbusch Polypen* et dont il donne une description et un dessin dans ses « Insecten Belustigungen, » Nuremberg 1754. C'est à ce polype de Rösel que Cuvier donne le nom de *Cristatella mucedo.*

L'*Alcyonella fungosa*, cependant le plus abondant de tous les bryozoaires d'eau douce, ne fait son apparition dans la science qu'en 1768, dans un travail de Pallas. Il est appelé par ce zoologiste *Tubularia fungosa*, et définitivement classé par Lamark sous le nom d'*Alcyonella fungosa.*

Trembley reconnaît, dans les animaux qu'il a découverts, des rejetons et des œufs. Rösel figure des corps ronds, entourés d'un bourrelet armé de crochets, qu'il n'hésite pas à prendre pour des œufs.

Pallas rencontre des corps analogues, mais sans crochets, chez les alcyonelles. « Laceratis massis copiose in aquam, écrit Pallas, enatant granula depressa, ovalia, duriuscula, opaca, fusco-nigra. »

En 1837, Turpin et Gervais, chacun pour leur compte, reprennent l'étude des bryozoaires fluviatiles, et particulièrement de la *Cristatella.* On trouve dans les mémoires publiés par ces deux zoologistes, la description minutieuse de ces « œufs » cornés, qui devaient encore si longtemps intriguer les naturalistes.

Turpin, en janvier 1837, les décrit ainsi : « Je vis que ces corps » étaient orbiculaires et qu'ils représentaient une petite sphère déprimée » ou aplatie, dont la surface était mamelonnée et légèrement incrustée » de matière calcaire. Un cercle extérieur, plus transparent et jaunâtre, » entourait un disque central, de couleur brune ou lie de vin : ces » deux couleurs d'intensités différentes, prouvaient que ces corps étaient » vésiculaires, que le cercle extérieur marquait l'épaisseur de la coque » ou de la vésicule, et le disque plus opaque, la capacité remplie d'une » substance. Du pourtour rayonnaient encore seize épines de longueur » variable, tubuleuses, jaunes, et terminées le plus souvent par des » crochets en forme d'hameçon, de patte d'ancre, de grappin... *C'était » un œuf.* » Cette description se rapporte évidemment non à l'œuf, mais au statoblaste de la *Cristatella.*

A peu près à la même époque, en mars 1837, Gervais résumait ainsi toutes les connaissances de son temps à ce sujet :

» Les œufs se composent de trois parties distinctes :

» 1° Une vésicule discoïde et circulaire, renfermant dans son
» intérieur un liquide composé de globules;

» 2° Une sorte d'anneau à demi transparent, au lieu d'être rous-
» sâtre, et enveloppant le pourtour du disque dont je viens de parler;

» 3° Du point de contact de cet anneau et du corps disciforme
» sur l'une des faces partaient des crochets, l'autre face présentait aussi
» des appendices en crochets, mais ils étaient moins allongés.

» On doit considérer le liquide contenu dans la partie discoïde,
» comme le vitellus, puisque c'est lui qui fournit les éléments qui
» servent au développement du fœtus.... Si le bourrelet peut être com-
» paré à quelque partie de l'œuf de la plupart des autres animaux,
» c'est probablement de l'albumen qu'il est l'analogue. »

B. L'œuf véritable est connu; il est pris pour le premier stade du statoblaste.

Avec P. J. VAN BENEDEN et DUMORTIER, la question entre dans une phase nouvelle. Jusqu'alors les naturalistes s'étaient contentés de décrire, avec plus ou moins d'exactitude, ce qu'ils avaient sous les yeux. Ces deux observateurs, et particulièrement le premier, étudièrent de plus près les bryozoaires fluviatiles. « Les œufs, écrit VAN BENEDEN dans
» son étude sur l'*Alcyonella* (1842), pages 56, 60 et 61, sont de deux
» sortes : les uns sont pourvus d'une membrane cornée, solide, et
» d'un bourrelet. L'autre sorte a le même volume, mais au lieu de
» coque et de bourrelet, la surface du corps est hérissée de cils, à
» l'aide desquels il nage librement; ce sont, à proprement parler, des
» embryons nus. »

Nous croyons, contrairement à MAX VERWORN (Beiträge zur Kenntniss der Süsswasserbryozoen; Zeits. für wissens. Zoologie, Band XLVI, 1. Heft), que c'est à VAN BENEDEN (1842) et non à ALLMAN (1856), qu'il faut attribuer la découverte de l'œuf véritable du bryozoaire(1).

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la planche V, *Alcyonella fungosa*, du mémoire de 1842, pour se convaincre que ce zoologiste a eu sous les yeux les véritables œufs, sans toutefois leur assigner dans la reproduction leur place exacte. Pour VAN BENEDEN, l'œuf fécondé

1) Nous avons dessiné quelques-uns de ces œufs chez l'*Alcyonella*.

est le premier stade, l'origine du statoblaste; tandis que, en réalité, l'œuf fécondé est l'origine de l'embryon cilié, et que le statoblaste, nous le dirons bientôt, naît d'une cellule spéciale du funicule sans phénomène de fécondation, et n'a aucune relation avec l'œuf.

C. Une distinction nette s'établit entre l'œuf fécondé et le statoblaste.

C'est à dater de cette époque que les naturalistes et, cette fois, Allman le premier (1856), établissent nettement la différence entre l'œuf et le statoblaste et cherchent à déterminer par des études plus approfondies la nature elle-même du statoblaste.

« Pour Allman, les statoblastes ne sont qu'une forme particulière de bourgeon et ne doivent en aucune façon être confondus avec les œufs de reproduction. Ils se produisent dans le funicule et s'y développent comme des bourgeons ». Nitsche est du même avis.

On trouve les mêmes idées dans Gegenbaur : « chez tous les phylactolémates se développent dans la paroi du corps, à l'endroit où naissent les œufs, des statoblastes, corps de nature spécifique consistant dans un agrégat de cellules qui se détachent comme les œufs, deviennent libres et représentent des bourgeons. »

Au congrès des naturalistes allemands, en 1886, Kræpelin, parlant de la phylogénie et de l'ontogénie des bryozoaires, défend les idées émises par Nitsche en 1856 au sujet de cette nature-bourgeon.

Carl Vogt et Émile Yung, dans leur « Traité d'anatomie comparée », s'écartent des idées d'Allman et de Nitsche.

« Nous avons vu, disent ces auteurs, les statoblastes apparaître comme des intumescences aplaties des funicules, recouvertes par l'épithélium. C'est évidemment une accumulation protoplasmatique, un peu nuageuse, mais non pas cellulaire, comme dit Allman ». (Édit. française, 1888.)

Enfin, en 1888, paraît un nouveau mémoire sur cette question tant discutée. Pour son auteur, Max Verworn, « les statoblastes doivent être considérés comme des œufs d'hiver parthénogénétiques en opposition avec les œufs fécondés ». C'est la seule conclusion de ce travail dont nous voulions parler en ce moment. Nous reviendrons encore sur ce mémoire qui prête en plus d'un endroit le flanc à la critique.

II. Connaissances sur la membrane.

A. On a vu plus haut, p. 339, par les descriptions de Pallas, Turpin et Gervais l'idée que les premiers naturalistes se faisaient des enveloppes de ces „ œufs “, qu'ils n'étaient pas éloignés de prendre pour des graines et que Gervais prit d'abord pour telles. Résumons ces différentes descriptions en ce qui concerne la membrane. Ce sont des grains assez durs, opaques, bruns, noirs — pour Pallas.

Leur surface est mamelonnée, et légèrement incrustée de matière calcaire. Un cercle extérieur, plus transparent et jaunâtre, entoure un disque central de couleur brune ou lie de vin. La surface de la coque offre un réticule mamelonné — pour Turpin.

Gervais est plus complet et mérite d'être cité. On a lu quelques-unes de ses conclusions plus haut, p. 339.

„ La coque, dit Gervais, est sa membrane propre, et si l'on veut, „ l'épaississement de sa membrane vitelline. Quant au bourrelet, c'est „ une production adventive. Si le bourrelet peut être comparé à quelque „ partie de l'œuf de la plupart des autres animaux, c'est probablement „ de l'albumen qu'il est l'analogue. Il est blanchâtre quand on l'examine „ à un faible grossissement, et quand on le voit à de plus fortes len- „ tilles et par réfraction, il apparait de même composé d'une substance „ aréolée, dont les mailles peuvent être assez bien comparées, pour „ l'aspect, à celles des dentelles connues sous le nom de tulle. Le „ disque proprement dit, ou la coque, est de nature cornée, circulaire „ ou elliptique. Sa surface extérieure est rugueuse et colorée en roux „ foncé. „ Seuls les crochets sont bien décrits par ces auteurs.

B. Nous n'avons rien à ajouter à la description de la membrane donnée plus haut, p. 340, par Van Beneden. Disons cependant que les dessins du savant naturaliste sont d'une exactitude plus minutieuse que ses descriptions, comme on peut s'en convaincre en jetant les yeux sur les planches du mémoire déjà cité, et particulièrement sur la planche V, figure 15, *Alcyonella*. On reconnait notamment dans la membrane plusieurs rangées d'alvéoles, pour parler le langage du même zoologiste.

C. Nous reproduisons ici dans leur intégrité les conclusions de Nitsche. Elles renferment sur la nature et la formation des enveloppes statoblastiques des données en absolu désaccord avec les nôtres. Nous les réfuterons au cours de ce mémoire. Les voici :

I. Le statoblaste se forme du funicule, par bourgeonnement, au-dessous de sa couche épithéliale.

II. Il se différencie de bonne heure en deux moitiés, dont l'une, la moitié cystogénique, entoure en partie l'autre, la masse de formation (*Bildungsmasse*).

III. L'enveloppe chitineuse du statoblaste mûr se forme à l'intérieur de la moitié cystogénique comme une *sécrétion* de la couche cellulaire externe de cette dernière. L'enveloppe chitineuse est au début une simple couche reposant sur la *Bildungsmasse*; elle finit cependant par entourer celle-ci.

IV. Les cellules de l'anneau flotteur ne sont pas des cellules véritables, mais simplement une *sécrétion celluliforme*.

Max Verworn, le dernier auteur qui, à notre connaissance, ait traité cette question chez la cristatelle, s'étend assez longuement sur la formation de la capsule chitineuse de l'anneau flotteur et de la couronne des crochets. Voici comment il représente le processus de chitinisation : « C'est d'abord une mince lamelle de chitine qui, par « accumulation de nouvelles masses, s'accroît de plus en plus en « épaisseur. » En somme, ce travail n'apporte aucune lumière nouvelle. Nous aurons l'occasion de parler plusieurs fois, dans notre mémoire, des idées de Max Verworn.

III. Connaissances sur la masse centrale (Bildungsmasse).

A. Pendant toute une période, le statoblaste est considéré comme un œuf véritable, et tous les auteurs sont d'accord pour attribuer à ce corps, entouré d'une coque chitineuse, la constitution habituelle du vitellus.

Turpin a écrasé un de ces œufs sur le porte-objets et décrit ainsi ce qui se présente sous ses yeux :

« On voyait la coque rompue et la liqueur albumineuse blanche « et composée, comme l'albumine de tous les œufs, d'une base d'eau « et d'un grand nombre de globules variables en grosseur, couler et « se répandre sur le porte-objets. »

« On doit considérer, proclame Gervais, le liquide contenu dans « la partie discoïde comme le vitellus, puisque c'est lui qui fournit les « éléments qui servent au développement du fœtus. »

B. Les descriptions et les figures de Van Beneden se rapportent à l'œuf. Cet auteur s'exprime au sujet du vitellus comme Turpin et Gervais.

C. Allman, Nitsche, Gegenbaur, qui voient dans le statoblaste un simple bourgeon, considèrent la masse centrale comme un agrégat de cellules; mais il est évident que ces cellules, ils ne les ont pas vues, car les figures de ces auteurs sont en contradiction manifeste avec leurs affirmations. Nitsche dessine des cellules dans de très jeunes statoblastes; mais à peine le statoblaste a-t-il grandi, qu'on voit, sur ses planches, les cellules disparaître pour être remplacées par un pointillé dans lequel il est impossible de distinguer quelque chose qui ait l'aspect d'une cellule.

Du reste, Nitsche, a si peu convaincu ses lecteurs que ses idées sont aussitôt abandonnées.

La structure si remarquable cependant du statoblaste est niée par Vogt et Yung, qui ne voient dans la *Bildungsmasse* » que quel-« ques accumulations nuageuses de protoplasme, ne possédant aucune « nature cellulaire, » comme le prétendait Allman.

Le mémoire de Max Verworn, 1888, loin de faire la lumière sur cette question, y ajoute une obscurité en plus.

On sait que pour cet auteur le statoblaste est un œuf parthénogénétique. Or voici, d'après Max Verworn, la » série des changements remarquables » qui se passeraient, suivant lui, dans cet œuf.

» L'œuf parthénogénétique contient un grand nombre de noyaux qui » ont commencé de bonne heure à se tasser en groupes confus, placés » lâchement les uns sous les autres.

» 1° Les noyaux se groupent.

» 2° Ils perdent leurs nucléoles.

» 3° Quelques noyaux seulement ont conservé leurs nucléoles au » sein de la *Bildungsmasse*.

» 4° Ces noyaux, privés de nucléoles, sont devenus plus réfrin- » gents et sont groupés en amas sphériques, séparés par des espaces » plus clairs (1). »

(1) *Texte de* Verworn, 1888 : Die Kerne haben schon etwas früher begonnen sich zu undeutlichen Gruppen zu lagern, welche locker unter einander zusammenhängen Nun tritt die Erscheinung ein, dass die Kerne allmählich ihr Kernkörperchen verlieren und etwas stärker lichtbrechend werden, so dass man während der nächsten Entwicklungsstufen zwischen zahlreichen Kernen ohne Nucleolus nur noch wenige Kerne mit solchem antrifft (fig. 45). — (P. 125-126.)

Die Kerne, welche sämmtlich ihre Kernkörperchen verloren und stärkeres Lichtbrechungsvermögen bekommen haben, ordnen sich zu rundlichen, lappenförmigen Territorien an, welche durch hellere Zwischenräume von einander getrennt sind (Fig. 46 und 47).

Nous nous garderons bien d'ajouter un commentaire au sujet de ces « changements remarquables ». Cette succession de phénomènes est assurément inconnue jusqu'à ce jour en cytologie.

Tel est, exposé dans ses données essentielles, l'état du problème. Nous n'avons pas cru trop téméraire d'essayer de le résoudre et tout au moins d'établir positivement les deux points suivants :

1° Comment se forme la membrane du statoblaste.

2° Comment est constituée la masse centrale ou *Bildungsmasse*.

CHOIX DE L'OBJET ET MÉTHODES.

Choix de l'objet. On a vu à la première page de ce mémoire pourquoi nous avons choisi de préférence l'*Alcyonella fungosa* et la *Cristatella mucedo*; ces espèces se rencontrent en Belgique et nous les avions sous la main.

Méthodes. Les méthodes employées par nous sont les méthodes courantes, devenues pour ainsi dire vulgaires dans les laboratoires. Nous en reparlerons en plusieurs endroits de notre mémoire, chaque fois que nous le jugerons nécessaire. Nous renvoyons pour le reste aux traités spéciaux sur cette matière.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

CHAPITRE PREMIER.

La Membrane.

La membrane du statoblaste est des plus compliquées, et ce à raison de la nature elle-même de l'objet qu'elle est destinée à entourer.

Le statoblaste ne doit se développer qu'au printemps; il passe l'hiver flottant au-dessus de l'eau parmi les débris et les détritus de tout genre. Sa conservation réclame une coque suffisamment solide pour résister aux agents de destruction, un bourrelet assez léger pour lui permettre de se maintenir à la surface de l'eau, et, dans certaines conditions, des crochets qui l'empêchent d'être entraîné par les courants. On rencontre effectivement chez les bryozoaires d'eau douce deux et parfois trois de ces appareils :

1° Un appareil de protection ou coque.

2° Un appareil flotteur ou bourrelet.

3° Un appareil ou système de crochets.

L'*Alcyonella* ne possède que les deux premiers de ces appareils; la *Cristatella* les possède tous.

Nous aurons à examiner successivement la formation et la constitution de ces appareils chez l'*Alcyonella* d'abord, chez la *Cristatella* ensuite.

Disons aussitôt que, quelle que soit la diversité ou la variété de ces complications, elles peuvent en définitive se ramener à deux phénomènes bien simples :

1° Une multiplication cellulaire;

2° Une modification spéciale ou différentiation de la cellule : la chitinisation.

I.

LA MEMBRANE CHEZ L'ALCYONELLA FUNGOSA.

Le statoblaste naît de la pullulation d'une cellule unique, située sous la première assise cellulaire du funicule. Il apparaît, à l'origine et avant toute formation de membrane, comme un groupement ovalaire et compact de petites cellules très distinctes, son grand axe étant dirigé suivant le grand axe du cordon funiculaire. Une seule assise de cellules funiculaires lui constitue une gaîne, une sorte d'épithélium protecteur mais indépendant, car il est possible, avec un peu d'habileté, d'isoler le statoblaste du funicule qui le contient et le recouvre, FIG. 1, PL. I.

Le premier phénomène qui se passe dans le statoblaste, et on peut le remarquer de bonne heure, consiste dans la division de sa masse cellulaire en deux parties :

La première, située à l'un des pôles de l'œuf, externe par rapport au grand axe du funicule, est invariablement constituée à cette époque d'une calotte de deux assises de cellules polygonales, rectangulaires, parallèles les unes aux autres, et perpendiculaires au plus grand diamètre du statoblaste. Ce double feuillet, PL. I, FIG. 2, forme une calotte à *la seconde partie*.

Celle-ci est située sous la première, et composée de cellules disposées sans ordination précise et sans rapport avec les axes du statoblaste lui-même, PL. I, FIG. 2, *Bl*.

La première partie, couche cystogène ou couches cystogéniques des auteurs, en se développant constituera la membrane et toutes ses dépendances. C'est la seule dont nous ayons à nous occuper pour le moment.

La seconde, la masse centrale ou la *Bildungsmasse*, est destinée à être entourée et protégée par la première ; nous étudierons son développement dans le second chapitre de ce travail.

A. Etude de la membrane d'après les coupes.

§ I. *Appareil de protection du statoblaste ou coque.*

La calotte composée de ses deux feuillets cellulaires, l'un externe, l'autre interne (dans nos figures l'un supérieur, l'autre inférieur), ne tarde pas à s'étendre de proche en proche au-dessus de la *Bildungsmasse*.

A. Jusqu'à en couvrir à peu près le tiers. A ce stade on commence à apercevoir l'inégal développement des deux feuillets :

Le feuillet inférieur ou interne demeure plus mince, les cellules plus petites, la division y est moins active.

Un phénomène inverse se passe dans le feuillet supérieur ou externe, Pl. I, fig. 3, 4.

C'est un point sur lequel nous appelons dès maintenant l'attention, et dont nous exposerons l'importance en parlant du sort ultérieur des deux feuillets qui contribuent à la formation de la membrane.

C'est encore à ce stade du développement, Pl. I, fig. 3, 4, que commence à se dessiner, à la limite où les deux feuillets de la calotte membranogène ou cystogénique se touchent, *un filet mince*, réfringent, d'une teinte plus foncée que tout ce qui l'environne. C'est la membrane de chitine, *rudiment de la coque chitineuse*, qui apparait.

Cette membrane chitineuse, en apparence unique, mais en réalité double, est formée par l'accolement de deux membranules chitineuses contemporaines, dont l'*une* appartient à la base des cellules du feuillet supérieur, et l'*autre* au plateau supérieur des cellules du feuillet inférieur, Pl. I, fig. 3, *ch*.

Sur des coupes de statoblastes plus âgés que celui de la Pl. I, fig. 3, 4, 5, cette double membranule ne se distingue plus. Cette distinction n'est reconnaissable que grâce à un artifice de fixation. Nous ne l'avons jamais rencontrée à l'état frais sur les statoblastes jeunes et vivants. On comprend du reste aisément que, les agents fixateurs agissant en même temps sur des tissus à éléments variables et n'opérant jamais sans coagulation, il se produise une rétraction plus ou moins notable et capable, en tout cas, de séparer l'une de l'autre deux membranules, dont la force d'adhérence ne peut être que minime à cette époque.

B. Le développement de la calotte cellulaire au-dessus de la *Bildungsmasse* et le développement de la membrane aux dépens des deux feuillets de cette même calotte marchent de pair.

La couche cellulaire, que nous avons vu recouvrir un tiers du statoblaste, ne tarde pas, à la suite de l'incessante multiplication cellulaire qui se fait sur tout le pourtour de ses bords, à s'étendre sur la moitié et même les deux tiers de la circonférence du statoblaste, Pl. I, fig. 4.

Ce stade, que nous considèrerons comme le deuxième de l'évolution de la coque, afin de mettre plus d'ordre dans cette description, ce stade, disons-nous, mérite d'attirer tout spécialement l'attention de l'observateur, Pl. I, fig. 4.

La calotte cellulaire, au moment de dépasser la seconde moitié de la *Bildungsmasse*, qu'elle doit recouvrir à peu près exactement à l'équateur, s'épaissit d'abord et puis se recourbe brusquement vers le bas, de façon à former un angle aigu ouvert en dedans, saillant en bec en dehors.

Le statoblaste prend dès ce moment la forme générale qu'il conservera désormais sans grandes modifications, celle d'une lentille biconvexe, oblongue, ovalaire et fortement aplatie aux deux pôles, Pl. I, fig. 5, 6.

Le fait primordial, Pl. I, fig. 3, 4, 5, c'est l'épaississement progressif de la membrane chitineuse qui doit servir de coque de protection au statoblaste, et qui se forme principalement aux dépens du feuillet inférieur de la couche cystogénique, lequel feuillet finit même par disparaître en totalité.

On peut suivre les différentes étapes du processus dans la Pl. I, fig. 3, 4, 5.

Dans la Pl. I, fig. 3, les deux membranules chitineuses, *ch*, ne sont pas encore fusionnées assez intimement entre elles, pour que la rétraction qui suit l'action des réactifs fixateurs ne puisse les séparer l'une de l'autre et délimiter ce qui, dans la coque, appartient à chacune des deux rangées. Ici les cellules de la couche inférieure, loin de tendre à s'effacer ou à se fondre dans le processus de chitinisation, se multiplient en divers endroits.

Tout autre est l'aspect du statoblaste voisin, Pl. I, fig. 4. Les deux membranules, *ch*, sont fondues en une seule membrane de chitine, sur laquelle les réactifs ne peuvent rien. La membrane de ce fait a plus que doublé d'épaisseur. Les modifications ne sont pas moins profondes dans les couches cellulaires elles-mêmes. Tandis que les cellules du feuillet supérieur externe se sont agrandies et multipliées, les cellules du feuillet inférieur ont diminué de volume; les membranes cellulaires qui les séparaient se sont fondues, *apparemment*, leur enchylème est devenu moins granuleux, la teneur de leurs noyaux en nucléine a diminué, comme le prouve le peu d'intensité de leur coloration par le carmin, l'hématoxyline, le vert de méthyle ; enfin, çà et là, l'organisation cellulaire est devenue méconnaissable, il reste à peine pour l'indiquer quelques noyaux déformés qui ne tarderont pas à disparaître à leur tour. On remarquera, Pl. I, fig. 5, que la couche inférieure utilisée à former la coque chitineuse n'existe plus. On n'en retrouve de traces qu'à la partie inférieure du statoblaste, précisément à l'endroit où la coque est en voie de formation.

La couche supérieure est éloignée de la coque chitineuse : c'est l'effet du fixateur coagulant.

Nous profitons de la circonstance pour faire remarquer que nous avons voulu donner des images de coupes réelles et non des schémas de coupes. Nous pensons que l'exposition et la relation exactes des faits sont plus profitables à la science que l'interprétation la plus savante qu'on en puisse produire. Les explications doivent se plier aux faits et non forcer ceux-ci à se plier devant elles.

C. Il nous reste à suivre l'achèvement de la coque protectrice du statoblaste. Les nombreuses coupes que nous avons faites et qui ont passé sous nos yeux, aussi bien que l'examen des œufs entiers et vivants, nous permettent d'affirmer que *cet achèvement n'est point soumis à une règle fixe*, et qu'il existe sous ce rapport une variabilité assez grande.

Dans la moitié au moins des statoblastes que nous avons étudiés, la coque membraneuse formée aux dépens des deux feuillets cystogéniques entourait incomplétement le statoblaste : il demeurait à la partie inférieure une lacune de forme circulaire ou ovalaire, dont la superficie variable allait de 1/8 à 1/12 et moins encore de la surface totale du statoblaste.

La forme de cette ouverture, comme du reste nous avons pu nous en assurer par des coupes, prouvait manifestement un arrêt de développement circulaire de la membrane. Donc, en certains cas, assez nombreux, puisqu'ils nous ont paru intervenir pour une moitié dans les statoblastes observés, la calotte cystogénique ne recouvre pas complétement la *Bildungsmasse*. Le statoblaste ne pouvant, sous peine de périr, se passer d'une enveloppe de protection solide, comment l'appareil protecteur se complète-t-il ? Il est facile de le prévoir. Il n'y a pour pénétrer jusqu'au cœur de la masse du statoblaste, *Bildungsmasse*, que deux barrières, le funicule d'abord, simple couche épithéliale, ensuite les premières cellules de la *Bildungsmasse* elle-même. Or, ce sont précisément ces deux ordres de cellules, l'un ou l'autre, parfois les deux, qui suppléent à l'absence de coque protectrice en se laissant entreprendre par le processus de chitinisation, sur lequel nous reviendrons plus loin en détail.

La chitinisation dans ces circonstances peut se produire :

a) Aux dépens du funicule.

b) Aux dépens des cellules les plus externes de la *Bildungsmasse*.

c) Aux dépens des deux ordres d'éléments : funicule et *Bildungsmasse*.

a) Dans le premier cas, *chitinisation aux dépens du funicule*, la couche funiculaire péristatoblastique, composée partout et toujours d'une seule rangée de petites cellules aplaties, présente, à l'endroit où la calotte

cystogénique a cessé de se développer, une activité cellulaire qu'on pourrait appeler compensatrice. Ses cellules se multiplient au point de constituer deux ou trois rangées de cellules nouvelles, Pl. I, fig. 3, 4, 5.

C'est aux dépens de ces assises cellulaires que se constituera une membrane destinée à pourvoir à la solution de continuité de la coque principale.

b) Dans le deuxième cas, *chitinisation aux dépens des cellules les plus externes de la Bildungsmasse*, à l'endroit où la coque fait défaut, les membranes des cellules statoblastiques subissent l'évolution chitineuse et constituent ainsi une barrière protectrice. La couche funiculaire reste ce qu'elle était.

Nous verrons plus loin qu'il y a, au sein de la masse centrale elle-même, une tendance des membranes à se chitiniser et même un commencement de chitinisation, qui n'est pas un des moindres éléments de résistance du statoblaste vis-à-vis des agents extérieurs.

c) Le troisième cas n'est que la réunion des deux premiers. Il s'explique de lui-même, nous ne nous y arrêtons pas.

La nature pour arriver à ses fins use à peu près indifféremment de l'un ou l'autre de ces procédés. Le deuxième nous a paru le plus fréquent.

Tel est le mode de formation de la coque ou membrane protectrice du statoblaste.

On peut le *résumer* ainsi :

La membrane chitineuse de l'appareil de protection se forme aux dépens des deux feuillets cystogéniques; du feuillet externe supérieur pour une part minime (la plus externe des deux membranules primitives), du feuillet interne inférieur pour la totalité. A défaut de ces feuillets, mais toujours sur un point limité du statoblaste, la membrane-coque se forme ou aux dépens du funicule, ou aux dépens de la Bildungsmasse, ou aux dépens des deux à la fois.

Le mécanisme intime de cette chitinisation sera étudié plus loin. Il est le même pour tous les appareils.

§ II. *Appareil flotteur, bourrelet à air, anneau flotteur, disque flotteur.*

Cet appareil, ainsi que son nom l'indique, permet au statoblaste, grâce à un abaissement de son quotient spécifique, de surnager à la surface de l'eau. Il consiste essentiellement en une zone de cellules remplies d'air, à membranes cellulaires chitinisées. Cette zone ou bande de cellules fait corps avec la coque chitineuse de protection, elle entoure circulairement le statoblaste et le recouvre à peu près de moitié, le maximum de son expansion correspondant assez exactement à l'équateur du statoblaste.

L'appareil flotteur se forme exclusivement aux dépens du feuillet externe de la calotte. Bien que les auteurs se soient généralement mépris au sujet de l'hystogénèse du flotteur, au point d'en faire des alvéoles (VAN BENEDEN, p. 15), une sécrétion celluliforme (MAX VERWORN, p. 16), leurs planches sont assez exactes sur ce point. Aussi on ne s'étonnera point que nous ne donnions du flotteur qu'une description écourtée. Les naturalistes ont bien vu et bien dessiné le flotteur, ils l'ont très mal interprété : nous reviendrons sur leurs explications. Les coupes dont nous avons donné le dessin, PL. I, FIG. 4, 5, montrent les premiers stades de ce développement, *L*. Nous tenons à faire remarquer que toutes les cellules de l'anneau flotteur sont de vraies cellules avec membrane, protoplasme et noyau, et non des « sécrétions celluliformes ».

La FIG. 6, PL. I, est très instructive. Elle donne l'image d'une coupe perpendiculaire au statoblaste et passant par son centre. Le rasoir du microtome a enlevé toutes les parties non encore atteintes par la chitinisation, l'épithélium du funicule et tout ce qui restait de la couche cystogénique externe, dont on peut voir encore les traces sur la coque aux deux pôles du statoblaste. On a devant les yeux une section absolument nette de la membrane de protection et de l'anneau flotteur.

La chitinisation a envahi toutes les cellules de l'anneau, les membranes cellulaires épaissies apparaissent très nettement, l'enchylème granuleux des FIG. 3, 4, 5, PL. I, est devenu moins abondant, les noyaux seuls ont conservé leur caractère primitif. Disons ici que la vitalité du noyau même au sein d'une cellule envahie se maintient longtemps : les noyaux disparaissent en tout dernier lieu.

L'anneau flotteur n'offre pas les mêmes dimensions sur tous ses points : il est plus épais dans le plan équatorial et s'en va diminuant vers les pôles.

En résumé, l'anneau flotteur se forme exclusivement aux dépens du feuillet cystogénique externe.

B. Etude de la membrane d'après les statoblastes entiers.

Rien, en cette partie de notre étude, ne déconcerte autant l'observateur que la diversité d'aspect des statoblastes et nous croyons, pour en avoir examiné quelques milliers, qu'on n'en pourrait rencontrer deux dont les images soient exactement superposables. C'est par centaines qu'il aurait fallu relever les figures, s'il était entré dans nos intentions d'examiner toutes ces variétés, au fond peu importantes.

Disons que non seulement un statoblaste varie d'aspect suivant son âge et la section optique qu'on examine, mais que les statoblastes de la même espèce, de l'*Alcyonella fungosa* par exemple, varient suivant la colonie, le milieu, l'époque de l'année. Ainsi telle colonie d'*Alcyonella* aura des statoblastes quelque peu dissemblables d'une colonie vivant à dix mètres de la première, il y aura quelque différence entre les statoblastes d'un ruisseau et ceux d'un étang. La plus grande variabilité se produit aussi sans aucun doute d'après l'époque de l'année. Le statoblaste, dont l'évolution aura commencé en juin, par exemple, pour se continuer sans secousse jusqu'en novembre, ne sera pas absolument identique à celui dont la chitinisation, commencée en octobre, aura marché brusquement au travers des variations parfois considérables de la température. Ces considérations étaient nécessaires pour tous ceux de nos lecteurs qui se sont occupés de cet objet et que cette diversité aurait pu déconcerter.

Notre FIG. 10, PL. I, représente un statoblaste type dans son plein épanouissement. C'est le statoblaste achevé tel qu'on le rencontre en automne, libéré de son enveloppe funiculaire, par petits groupes dans les colonies ou par masses quelquefois tellement considérables à la surface des étangs que l'eau en prend une teinte roussâtre.

Il y a pour s'orienter dans cette étude, un point de repère qu'il est aisé de reconnaître, parce qu'il ne manque jamais, c'est la membrane de protection ou la coque chitineuse, *co*. L'anneau flotteur peut ne pas exister, nous en avons vu des exemples; la coque existe toujours. PL. I, FIG. 7, 8, 9, 10, 11, 14, coque = *co*. Il suffit de mettre au point la section équatoriale du statoblaste pour reconnaître immédiatement la coupe optique de la coque. Comme c'est à l'équateur de l'œuf que la coque acquiert sa plus forte épaisseur, c'est là qu'il faut aller la chercher.

La membrane protectrice débute d'ordinaire dans la zone équatoriale, aux deux extrémités du grand axe du statoblaste, sous forme de deux demi-cercles s'avançant à la rencontre l'un de l'autre, PL. I, FIG. 8, *mm*, *m'm'*. C'est d'abord un filet mince d'une réfringence et d'une teinte spéciales, et d'autant plus mince qu'on s'éloigne davantage de l'axe horizontal du statoblaste, PL. I, FIG. 8. On remarquera que son épaisseur ou sa minceur sont en relation directe avec l'épaisseur ou la minceur du feuillet cystogénique interne qui lui donne naissance. Ce filet mince et presque indélimitable à l'origine s'épaissit de plus

en plus par l'envahissement chitineux de la couche dont nous venons de parler, au point de constituer, en coupe optique équatoriale, un cercle ou un ovale complet à double contour, PL. I, FIG. **9**. A ce moment, le feuillet interne a complétement disparu.

Si au lieu d'examiner le statoblaste en coupe équatoriale, nous mettons au point une coupe tangentielle à sa surface, l'aspect variera d'après le stade de développement, et l'on obtiendra les FIG. **7**, **11**, **12**, **13** et **10**, PL. I. La FIG. **7**, PL. I, rend exactement compte des différents aspects dont est susceptible la surface du statoblaste.

La zone épithéliale externe est destinée à disparaître, c'est l'assise funiculaire.

Quant aux cellules *A*, ou cellules superficielles de l'anneau flotteur, elles vont se chitiniser, il ne restera d'elles que des membranes considérablement épaissies; leur protoplasme et leur noyau disparaîtront, tout sera absorbé par la membrane. Ce seront des cellules mortes destinées à ne contenir que de l'air. Les noyaux, nous l'avons dit, disparaissent très tard. La FIG **11**, PL. I, donne un stade plus avancé. La zone limitée par l'anneau flotteur (il en existe une semblable à la partie inférieure du statoblaste) ne pourrait mieux se désigner que sous le nom de calotte polaire. Les deux calottes polaires constituées par toute la partie du feuillet cystogénique externe, qui n'aura pas servi à la formation de la coque ni du flotteur, se chitiniseront et serviront à renforcer la coque. Leur chitinisation s'opère par un processus un peu différent du premier : la cellule se transforme tout entière et en bloc, et c'est à peine s'il demeurera pour attester l'origine cellulaire, une sorte de réseau dessiné par la membrane primaire, sur laquelle la cellule ne se dessine que par un point, une lumière : tout ce qui reste de la cavité cellulaire après la chitinisation.

Le relief de cette membrane ainsi constituée se présentera finalement comme dans les FIG. **12**, **13**. PL. I. Sur la FIG. **13**, PL. I, est encore adhérent un lambeau d'épithélium funiculaire.

On n'aura plus de difficulté à présent à se rendre compte de notre FIG. **10**, PL. I, montrant un statoblaste achevé débarrassé de l'épithélium funiculaire.

En résumé :

Le feuillet cystogénique interne a disparu. A sa place est une coque chitineuse, en coupe optique : *co*, dans les figures.

Le feuillet cystogénique externe a donné naissance :

a) Pour une très faible partie à la coque.

b) A l'anneau flotteur, cellules à membranes chitinisées, dont le protoplasme et le noyau se sont résolus et qui ne contiennent que de l'air.

c) Aux deux calottes polaires, couches de cellules chitinisées continuant l'anneau flotteur sur les pôles du statoblaste.

II.

LA MEMBRANE CHEZ LA CRISTATELLA MUCEDO.

La membrane du statoblaste dans cette nouvelle espèce de bryozoaire est, peut-on dire, aussi compliquée qu'elle peut l'être.

Elle se compose des trois appareils que nous avons décrits en parlant de la membrane en général, page 347.

1° Un appareil de protection ou coque.

2° Un appareil flotteur ou bourrelet.

3° Un système de crochets.

A ne considérer que les deux premiers de ces appareils chez la *Cristatella*, les seuls qui existent chez l'*Alcyonella*, on ne trouve pas de différence fondamentale entre les membranes de l'une et l'autre espèce.

La description que nous avons donnée de la formation de la coque et du bourrelet chez l'*Alcyonella* peut s'appliquer dans ses grandes lignes à la coque et au bourrelet de la *Cristatella mucedo*. Aussi serons-nous très sobre de détails dans cette nouvelle étude. Nous ne mentionnerons que les points qui diffèrent entre ces deux espèces, et qui nous paraissent mériter d'être mis en lumière, nous bornant pour le reste, à renvoyer le lecteur à ce que nous avons dit de l'*Alcyonella fungosa*.

Seul l'appareil ou système de crochets de la *Cristatella*, sans analogue dans l'espèce précédente, réclamera une étude et un examen approfondis.

L'origine du statoblaste, la division de sa masse en deux parties, les couches cystogéniques et la masse centrale sont les mêmes dans les deux espèces *Cristatella* et *Alcyonella*

Nous n'avons à nous occuper pour l'instant que des couches cystogéniques. Ce sont celles qui donnent naissance à la membrane : coque, flotteur et crochets.

Nous suivrons dans cette étude, pour la facilité de la description, l'ordre que nous avons adopté pour l'étude de la membrane de l'*Alcyonella*.

A. Étude de la membrane d'après les coupes.

§ I. *Appareil de protection du statoblaste ou coque.*

A. Si nous suivons avec attention le développement et l'extension des deux couches cystogéniques au-dessus de la *Bildungsmasse*, nous remarquons aussitôt :

1° Que le développement des couches est plus considérable dans cette espèce. Les feuillets externe et interne subissent ici le même développement ; les cellules de la couche inférieure ne diffèrent en rien de celles de la couche supérieure : même forme, égale multiplicité des noyaux, puissance de multiplication semblable, FIG. 1, 2, PL. II.

2° Que la rapidité d'extension des couches au-dessus de la masse statoblastique, vues en coupe, est moindre que chez l'*Alcyonella*.

Les feuillets cellulaires sont plus robustes, mais s'étendent moins vite.

L'explication de ce fait n'est pas difficile à trouver : le statoblaste de l'*Alcyonella* est plus petit et il est ovale; le statoblaste de la *Cristatella* est plus grand, il est absolument circulaire, de la forme d'une lentille qui serait constituée par deux verres de montre. La surface à recouvrir est ici plus étendue, et il est tout naturel, qu'étudié sur des coupes, le développement des feuillets paraisse considérable, quoique l'extension à la surface soit moindre. Il en serait autrement, si l'on étudiait l'œuf dans son entier. Il n'y a aucune trace de membrane ou coque chitineuse, alors que déjà la calotte cystogénique recouvre un tiers du statoblaste, FIG. 1, 2, PL. II.

B. La chitinisation ne débute dans les feuillets que lorsqu'ils ont recouvert la moitié au moins du statoblaste. Elle s'établit d'emblée dans les couches cystogéniques par l'apparition d'une membrane de chitine, appartenant à la fois (comme chez l'alcyonelle) à la base des cellules du feuillet supérieur externe et au plateau supérieur des cellules

du feuillet inférieur. Cette membrane est séparable, au début et sous l'action des réactifs, en deux membranules.

La coque doit donc son origine aux deux feuillets, sans qu'on puisse dire aussi exactement que pour l'alcyonelle la part précise qui revient au feuillet externe.

Quant au développement ultérieur de la coque, il se produit à la fois, nous le verrons, aux dépens de l'un et l'autre feuillet, du feuillet cystogénique externe pour une part assez notable, du feuillet cystogénique inférieur pour la totalité de celui-ci.

Un fait domine toute la formation de la coque : l'antagonisme qui existe entre la multiplication des cellules d'une part, et la chitinisation des cellules de l'autre. Plus la multiplication est abondante, moins la chitinisation est rapide, et c'est certainement à l'abondance de la pullulation cellulaire dans les deux feuillets cystogéniques qu'il faut attribuer, chez la *Cristatella*, l'extrême lenteur mise par la chitinisation à s'établir d'abord, à s'achever ensuite.

Nous avons dessiné, FIG. 3, 4, 5, 6, PL. II, les statoblastes qui nous ont paru les plus remarquables pour l'étude de la formation de l'appareil de protection ou coque.

Nous ne recommencerons pas au sujet de la *Cristatella* les descriptions suffisamment explicatives que nous avons données pour l'*Alcyonella*; nous nous bornerons à faire remarquer ce qui est nouveau :

a) La participation d'une partie notable du feuillet cystogénique externe à la formation de la coque.

b) La disparition tardive du feuillet cystogénique interne par chitinisation au profit de la coque.

Premier point. Le feuillet cystogénique externe participe pour une part notable à la formation de la coque.

Les cellules de la couche externe se continuent sans interruption avec la coque chitineuse, sans ligne de démarcation aucune, FIG. 4, 5, 6, PL. II.

La FIG. 6, PL. II, qui a été dessinée avec le soin le plus scrupuleux, est particulièrement instructive; nous y reviendrons plusieurs fois dans ce travail.

La base des cellules constituant le feuillet externe se présente comme confondue insensiblement avec la coque en voie de développement, au point qu'il est impossible de dire où se termine l'assise cellulaire, où commence la coque chitineuse.

La FIG. 17, PL. II, représente quelques cellules prises à cet endroit et vues à un fort grossissement.

Autre fait encore dont la signification ne nous semble pas douteuse. Les réactifs fixateurs coagulants que nous avons employés, pas plus que l'action du rasoir du microtome, ne parviennent pour ainsi dire jamais à séparer le feuillet externe de la coque membraneuse, FIG. 5, PL. II. Ce fait serait inexplicable sans la participation de ce feuillet à la formation de la coque, sans leur union intime.

Ce qui le prouve du reste encore, c'est que cette adhésion ne se produit pas chez l'*Alcyonella*, où la coque se sépare avec la plus grande facilité du feuillet externe. Il y a plus. L'adhésion entre le feuillet externe et la coque est plus puissante que les adhérences qui unissent entre elles, pour la formation de la coque, les différentes assises du feuillet cystogénique interne avec cette même coque. La FIG. 5, PL. II, le prouve à toute évidence, et nous avons rencontré ces faits des centaines de fois.

Deuxième point. Le feuillet cystogénique interne disparaît tardivement.

Il suffira d'un simple coup d'œil sur nos FIG. 4 5, 6, PL. II, pour se convaincre de ce fait, dont nous avons donné l'explication plus haut, lorsque nous avons signalé l'antagonisme entre la multiplication et la chitinisation des cellules. La disparition est même si lente, que nous avons cru longtemps qu'elle demeurait toujours incomplète et qu'il restait le plus souvent au-dessus de la *Bildungsmasse* une zone de cellules non chitinisées, ou, en d'autres mots, que ce que nous avions vu FIG. 4, 6, PL. II, et surtout FIG. 5, PL. II, sur le statoblaste en évolution, se voyait également sur le statoblaste adulte et achevé. Les coupes, que nous avons pratiquées dans les statoblastes complétement formés, ne nous ont jamais montré de trace du feuillet cystogénique interne. Il se chitinise lentement, mais complétement.

B. L'achèvement de la coque protectrice chez la *Cristatella* se fait d'une façon absolument régulière. La calotte cystogénique à deux feuillets finit par entourer de tous côtés le statoblaste, et la membrane chitineuse, constituée aux dépens de ces deux feuillets, forme une enveloppe continue, qui encapsule le statoblaste tout entier. L'épithélium, qui forme une gaine au statoblaste, peut se multiplier ici comme chez l'*Alcyonella*, mais nous croyons, à de rares exceptions près, qu'il ne

forme jamais corps, ni ne se chitinise jamais avec le statoblaste, pour cette raison que les crochets, ainsi que nous le dirons plus loin, tendent en divers points à écarter le manteau funiculaire du statoblaste.

Nous *résumons* ainsi la formation de la coque ou membrane protectrice du statoblaste de la *Cristatella* :

La coque-membrane se forme aux dépens des deux feuillets cystogéniques : du feuillet externe pour une grande part, du feuillet interne pour la totalité. La multiplication des cellules dans ces couches est abondante, la chitinisation est lente, mais complète, au moins pour le feuillet interne.

§ II. *Appareil flotteur, bourrelet, anneau.*

Ce que nous avons dit du rôle, de la formation et de la constitution de cet appareil chez l'*Alcyonella* est applicable chez la *Cristatella*, et nous n'avons plus à y revenir.

L'anneau se forme encore ici aux dépens du feuillet externe exclusivement ; il consiste en un assemblage de cellules à membranes chitinisées, remplies d'air, et permettant au statoblaste de flotter à la surface de l'eau.

Nous devons cependant insister sur certaines différences assez notables qui existent entre le flotteur de l'*Alcyonella* et celui de la *Cristatella*.

Que le lecteur veuille bien jeter les yeux sur nos FIG. 5, 6, 7, PL. II. Nous signalons à son attention les points suivants :

Situation de l'anneau.

Importance par rapport à l'ensemble de la membrane du statoblaste en général.

Enfin sa constitution elle-même.

1° *Situation de l'anneau.*

Il suffit d'un examen très superficiel des FIG. 5 6, 7, PL. II, pour se rendre compte de la situation de l'anneau flotteur par rapport au statoblaste. Nous avons fait remarquer plus haut que le statoblaste avait une forme correspondant à deux verres de montre soudés par leurs bords. La comparaison n'est exacte qu'avec ces restrictions : que le verre de montre supérieur soit plus plat, moins bombé, et d'un rayon de circonférence beaucoup plus considérable que l'inférieur. Cette correction admise, nous ferons remarquer que l'anneau flotteur, si l'on considère son centre, *B*, *A*, FIG. 7, PL. II, entoure le statoblaste circulairement, non pas suivant un

plan passant par l'équateur de l'œuf et le coupant exactement en deux moitiés, mais suivant un plan sensiblement supérieur à celui-ci (1).

2° *Importance du flotteur par rapport à l'ensemble de la membrane.*

La place occupée par l'anneau flotteur dans l'ensemble de la membrane est deux ou trois fois plus importante dans cette espèce de bryozoaire que dans la précédente. Il faut vraisemblablement attribuer le volume considérable du flotteur à la présence d'un nouvel appareil : le système de crochets dont le poids est venu augmenter la densité spécifique du statoblaste, anneau flotteur pris à part.

3° *Sa constitution.*

Nous venons de dire l'importance de l'anneau flotteur. Cette importance entraîne avec elle des modifications de constitution.

L'appareil flotteur a augmenté de volume et de poids; ses attaches à la coque devront être plus résistantes. C'est ainsi que la coque se continue dans l'anneau flotteur, l'un faisant corps avec l'autre, par des prolongements qui ne sont autres que des membranes de cellules du flotteur, chitinisées à un haut degré, et que nous ne pouvons mieux comparer, quant à l'aspect, qu'à des branchages, FIG. 5, 6, 7, PL. II. Cette comparaison paraîtra plus saisissante et plus juste, quand nous étudierons l'œuf dans son entier. Elle est déjà remarquable sur des coupes, FIG. 6, PL. II. Ce branchage s'étend sans interruption, par des ramifications de plus en plus fines à partir de la coque, à toutes les membranes des cellules du flotteur, et fait de celui-ci un tout parfaitement continu et résistant.

Faisons remarquer toutefois que si l'anneau flotteur est solidement attaché à la coque et en parfaite continuité avec elle, sur un point au moins, il ne l'est pas également sur tous.

Divers cas peuvent même se présenter :

a) Nous avons vu le flotteur ne se rattacher au statoblaste que par un point, en coupe verticale; ce qui constitue un simple cercle ou une série de points en coupe horizontale.

b) Le plus ordinairement l'anneau flotteur faisait corps avec la coque sur une large bande, la moitié au moins de la hauteur de l'anneau, FIG. 7,

(1) Ce que nous nommons, par convention, partie supérieure de l'œuf, l'est en réalité, elle apparaît à la surface de l'eau; la partie inférieure au contraire plonge dans l'eau.

Pl. II, *B* à *C*, en coupe verticale. L'autre moitié, la moitié inférieure de l'anneau flotteur, *A* à *B*, fig. 7, Pl. II, en coupe verticale, demeurait libre d'adhérence avec la coque sur tout le pourtour du statoblaste.

Ce cas nous a semblé habituel; nous en donnons la raison en parlant de la formation du système de crochets.

c) Dans des cas assez nombreux, l'anneau adhérait sur tous les points de son pourtour à la coque; qu'on s'imagine, dans la fig. 7, Pl. II, qu'il se passe en *B-A* ce qui s'est fait en *B-C*. C'est du reste la règle chez l'*Alcyonella*.

Il nous resterait une remarque à faire sur la façon dont les cellules se comportent dans l'anneau flotteur; nous préférons renvoyer le lecteur à l'article de la chitinisation, où cette remarque trouvera mieux sa place.

§ III. *Appareil ou système de crochets.*

L'appareil à crochets est un appareil nouveau. Il n'existe rien de semblable chez l'*Alcyonella fungosa*. Aussi lui devons-nous dans cette étude une place à part.

Les crochets naissent tous sur la coque protectrice avec laquelle ils font corps; ils se développent aux dépens de bourgeons cellulaires pleins, appartenant au feuillet cystogénique externe et en continuité avec lui. Ce sont en somme des appendices chitineux, constitués, comme toutes les productions chitineuses du statoblaste, par un processus toujours le même, et que nous étudierons bientôt.

Cette étude n'est pas aussi aisée que celle des autres appareils à cause de plusieurs difficultés matérielles tenant à l'objet lui-même, et l'on est étrangement déçu lorsqu'on passe de l'examen des figures données par les auteurs à l'examen des objets qu'*ils ont schématisés*. La formation d'un crochet ne s'étudie bien que sur des coupes, parce que c'est le seul moyen de saisir son rapport avec la coque protectrice; or, malgré le grand nombre de crochets (15 à 20 et plus), il est rare d'en rencontrer d'intacts dans les préparations microscopiques. La chitinisation du crochet est rapide; celui-ci est d'ordinaire très long, sinueux, tordu et ne s'étalant que bien rarement dans un seul plan : toutes raisons qui le rendent cassant dans les coupes et empêchent de l'étudier autrement que par pièce et morceau, en réunissant des éléments épars dans une série de préparations.

Le crochet inférieur, représenté dans la FIG. **7**, PL. II, est peut-être le seul que nous ayons rencontré intact, et ce sur plusieurs centaines de coupes.

Tous ceux qui ont l'habitude des préparations histologiques comprendront l'opportunité de ces remarques.

Le système des crochets donne au statoblaste de la *Cristatella* son caractère particulier (1).

Il y a sur la coque protectrice deux zones électives pour la formation des crochets, l'une supérieure, l'autre inférieure. Ces zones peuvent se figurer par deux bandes circulaires complètes, situées aux limites de l'anneau flotteur, et dont on voit la coupe perpendiculaire, FIG. **7**, PL. II, 3 et 2, et FIG. **10**, PL. II, 1 et 3.

En n'importe quel point de cette bande, sur la coque, peut naître un crochet. Autour de ce point se développe un bourgeon cellulaire plein, à l'intérieur duquel le crochet chitineux se forme rapidement, FIG. **8**, bourgeons *V* et *W*; en coupe FIG. **11** *A*, **11** *B*, **12** *C*, **12** *D*, PL. II.

Ce bourgeon appartient toujours et manifestement au feuillet cystogénique externe, FIG. **8**, *V*, *W*, PL. II.

Quelque soit le rapport sous lequel on examine les crochets eux-mêmes, on leur trouve une extrême variabilité : une seule chose, peut-on dire, ne se modifie pas, les zones de formation.

Les crochets du cercle inférieur sont habituellement plus développés que ceux du cercle supérieur; l'inférieur peut même en être pourvu, et l'autre ne pas en porter. Ils peuvent être rudimentaires, mais ils manquent rarement. Le volume des crochets, leur longueur, la façon de se terminer, leur nombre varient incessamment. Quelques-uns sont très courts, FIG. **9**, **10**, PL. II, d'autres très longs, FIG. **7**, PL. II; certains se terminent en ancre à deux, trois, quatre et souvent même cinq divisions, en forme d'hameçon, de grappin.

On en compte en moyenne de 15 à 20, parfois 25 et même plus.

N'oublions pas de faire remarquer que le développement d'un crochet est capable d'influencer son voisinage. Ainsi :

1) On voit le crochet gêné dans son expansion par l'anneau flotteur repousser celui-ci et le séparer de la coque dans sa moitié inférieure;

---

(1) TURPIN s'écrie à ce sujet en parlant de la découverte de cet « œuf » : « A quel animal appartenait cet œuf? Quelle pouvait être la malheureuse mère condamnée à contenir et surtout à pondre des œufs aussi horriblement hérissés de crochets? » (Loc. cit., p. 6.5; voir Bibliographie.)

2) Le funicule est éloigné du statoblaste par un mécanisme analogue, que l'on peut comparer, quant à l'effet, à l'action d'une main fermée qu'on aurait entourée d'un tissu de mousseline et dont on étendrait insensiblement les doigts. Cette comparaison fera comprendre mieux que de longs détails comment la couche funiculaire s'éloigne du statoblaste.

Résumons brièvement tout ce que nous avons dit de la membrane du statoblaste chez la *Cristatella*.

Le feuillet cystogénique externe donne : le système des crochets, l'anneau flotteur, une partie de la coque.

Le feuillet cystogénique interne donne : le reste de la coque.

B. Etude de la membrane d'après les statoblastes entiers.

Nous pourrions répéter ici les observations préliminaires faites pour l'étude de la membrane dans le statoblaste de l'*Alcyonella fungosa*, car la variabilité est la même chez la *Cristatella*; nous renvoyons à ce que nous en avons dit plus haut, p. 353.

Dans la *Cristatella*, comme dans l'*Alcyonella*, il y a un point de repère : la coque. Nous avons dessiné, Pl. II, fig. **13**, **14** et **10**, les statoblastes qui nous ont paru les plus intéressants.

Nous avons noté, fig. **10**, Pl. II, la coque par le chiffre 2 et pour plus de clarté nous comparerons cette figure avec la coupe **7**, Pl. II. Nous prions nos lecteurs de se souvenir de ce détail.

Commençons par examiner le statoblaste en un point représenté, fig. **7**, Pl. II, par 1, et fig. **10**, Pl. II, par un cercle 2.

Qu'avons-nous devant les yeux?

1) Une section optique de la coque en forme de cercle; de cette coque partent :

2) De distance en distance des prolongements chitineux robustes, en forme de branchages. Il en a été parlé plus haut, p. 363. Ce sont ces branches s'irradiant tout autour de la coque et placées à une certaine distance les unes des autres qui dessinent la ligne ondulée, 2', fig. **10**, Pl. II. Au-delà de la ligne ondulée, accentuée à dessein dans notre planche, se continue la partie du flotteur dépourvue de branches avec ses membranes fortement épaissies, mais composées de cellules faiblement chitinisées, comme dans le statoblaste de l'*Alcyonella* où les branches n'existent pas.

3) Dans le même plan, mais beaucoup plus extérieurement, on voit en section optique l'épithélium funiculaire, *f*, qui enveloppe le statoblaste tout entier, et que les crochets ont repoussé.

4) Souvent l'une ou l'autre anse formée par les courbures des crochets.

En agissant sur la vis du microscope, de façon à amener dans le champ une coupe optique située plus profondément, le cercle inférieur des crochets apparaitra, Pl. II, fig. **7**-2, **10**-3; nous avons dessiné le cercle sans dessiner les crochets pour ne pas charger inutilement la figure.

Les deux cercles, il est à peine nécessaire de le dire, ne se montrent jamais sur un même plan.

Du point de départ primitif, élevons la lentille au lieu de l'abaisser; nous avons sous les yeux le cercle et la rangée supérieure des crochets, fig. **10**-1, Pl. II. On voit très fréquemment autour des crochets une zone cellulaire mince. C'est tout ce qui reste des cellules qui ont servi à leur formation, fig. **9** et **10**, Pl. II. Disons en passant que leur chitinisation complète est rare. Ce sont probablement ces débris de cellules sur les crochets, qui ont fait dire aux anciens auteurs qu'on rencontrait des poils sur ces derniers.

Élevons la vis et examinons une coupe tangentielle au statoblaste. Ce que nous avons appelé plus haut, p. 355, calotte polaire, plateau polaire, c'est-à-dire la partie du feuillet cystogénique externe, non utilisée pour la coque et le flotteur et limitée par le cercle des crochets, cette partie-là est sous nos yeux. Les cellules de cette sorte de calotte ont eu le sort de toutes les cellules des couches cystogéniques, à cette différence près que la chitinisation des cellules *les plus externes* est incomplète et limitée. La surface du statoblaste de la *Cristatella* mérite de ce chef une mention spéciale; tangentiellement, la surface présente l'aspect réticulé de la fig. **15**, Pl. II, avec des points d'épaississement à tous les angles du réseau. Ces points ne sont autres que la section optique de parties de membranes plus épaisses en certains endroits de la cellule.

En coupe, fig. **7**, Pl. II, on aperçoit la section des membranes et une sorte de culot cellulaire à la place de chaque cellule. La cellule n'a pas été entièrement chitinisée; la partie échappée au processus a été détruite. Ainsi s'expliquent les filaments qu'on aperçoit et qui représentent les sections des membranes, fig. **7** et **16**, Pl. II.

Tel est le statoblaste étudié dans son entier. En comparant la description que nous venons de faire à notre étude de la membrane d'après

les coupes, il sera facile de se faire une idée de la membrane statoblastique à tous les degrés de son développement. Nous laissons ce soin au lecteur. Les descriptions que nous pourrions donner de la membrane à chaque période de son évolution ne seraient, sous une forme légèrement différente, que des répétitions de ce que nous avons déjà dit.

CONCLUSION ET CRITIQUE

DE L'ÉTUDE DE LA MEMBRANE.

La conclusion de l'étude que nous venons de faire de la membrane est aisée à formuler, et le lecteur l'aura déjà formulée lui-même.

La membrane de chitine n'est pas un produit de sécrétion; elle est organisée.

Nous nous attacherons dans les lignes qui vont suivre à achever de mettre en lumière ce résultat de notre étude; nous y insisterons d'autant plus que nous sommes obligé de nous inscrire en faux contre une conclusion qui a pour elle l'unanimité de nos devanciers en cette matière. Car, suivant eux, la membrane de chitine est un simple *produit de sécrétion.*

Que le lecteur veuille bien placer devant lui les planches qui accompagnent cette étude. La chitinisation, remarquera-t-il aussitôt, débute par les membranes cellulaires sous la forme d'un très mince liséré d'une réfringence particulière; la membrane de la cellule est atteinte très diversement, en totalité ou en partie, par le processus, mais c'est la couche la plus externe de la cellule qui est atteinte la première; le processus s'accentuant davantage, on voit la membrane s'épaissir encore par voie centripète. Le phénomène est d'ordre absolument cellulaire; il se passe dans chaque cellule pour son propre compte; toute cellule se fournit à elle-même les éléments de sa chitinisation.

Morphologiquement, la chitinisation est une modification, une transformation de la cellule elle-même, une *différentiation cellulaire* en un mot.

La chitinisation, si compliquée qu'elle paraisse à première vue, est un processus simple, toujours le même quant au fond, et sa complication plus apparente que réelle s'explique par la complication de la celulle elle-même. En effet, les divers éléments cellulaires peuvent être atteints très inégalement par le phénomène de la chitinisation. De là des différences et des variétés.

A. *La cellule peut se chitiniser en masse* : membrane, protoplasme et noyau; elle n'est plus alors qu'un bloc de chitine. La coque de l'*Alcyonella* et de la *Cristatella* est, pour la plus grande partie, nous l'avons vu, le résultat d'une chitinisation de ce genre de toutes les cellules de la couche cystogénique interne ou inférieure. Il en est de même des crochets de la *Cristatella mucedo*.

B. *La cellule peut se chitiniser en partie*. C'est le cas pour les cellules de l'anneau flotteur, tant chez l'*Alcyonella* que chez la *Cristatella*; les membranes cellulaires se chitinisent seules. Nous en verrons un nouvel exemple plus loin en parlant des cellules de la *Bildungsmasse*.

Dans ce cas, tout ce qui n'est pas atteint par la chitinisation : protoplasme, noyau et même portion de membrane, se résout et disparait.

Dans le flotteur, la cellule est constituée par une membrane solide, rien de plus; elle renferme de l'air.

Lorsqu'une seule partie de la cellule se chitinise, c'est toujours la membrane, en totalité ou en partie; la partie non atteinte se détruit. La membrane cellulaire est toujours la partie atteinte la première par le processus.

La chitinisation, dût-elle devenir complète, ne débute jamais par toute la cellule à la fois, même dans le cas de chitinisation en masse; elle se produit à l'une ou l'autre extrémité de la cellule, gagnant successivement de proche en proche toute la cellule.

Étudiée au sein de la cellule elle-même, la chitinisation peut donc se définir ainsi : Une différentiation débutant toujours par la membrane, pouvant même se borner à celle-ci, et consistant essentiellement dans le dépôt successif, au sein de la cellule elle-même et à la partie interne de la membrane cellulaire, de couches formées aux dépens du protoplasme cellulaire et se superposant les unes aux autres, jusqu'à envahir la cellule en partie ou en totalité, Pl. II, fig. 17.

On peut juger par ce que nous venons de dire de la chitinisation, combien étaient téméraires les assertions de ceux qui voyaient dans les formations chitineuses du statoblaste des produits de sécrétion. Aucun fait ne laisse place à l'hypothèse d'une sécrétion. La chitinisation s'opère sur place, respecte le plus souvent jusqu'à la forme cellulaire : nulle apparence d'excrétion.

Quant aux phénomènes chimiques de la chitinisation, nous n'y insistons pas. Ils ne sont pas de notre compétence, et ils sont loin d'ailleurs d'être complétement élucidés par les spécialistes. Nous nous bornerons donc à reproduire les quelques données suivantes.

La formule de la chitine est très discutée.

Pour LEDDERHOSE, c'est $C_{15}H_{26}N_2O_{10}$.

SUNDWIK quadruple cette formule.

Pour HOPPE-SEYLER (1), dont le nom fait autorité, il est probable que la chitine se représente par $C_9H_{15}NO_6$ ou un multiple. C'est, dit-il, un produit de substitution de la cellulose ou d'un autre hydrate de carbone de la formule $C_6H_{10}O_5$.

D'après SCHMIEDEBERG (2), la chitine serait probablement une combinaison de l'acide acétyl-acétique et de la glycosamine, ce qui concorderait avec l'opinion de LEDDERHOSE, pour lequel la chitine en absorbant 3 molécules d'eau se décomposerait en 2 molécules de glycosamine et 3 molécules d'acide acétique. Toutefois SCHMIEDEBERG propose l'équation suivante pour représenter cette réaction, équation qui diffère légèrement de celle de LEDDERHOSE

$$C_{18}H_{30}N_2O_{12} + 4H_2O = 2\,\underset{\text{glycosamine}}{(C_6H_{13}NO_5)} + 3\,\underset{\text{ac. acétique}}{(C_2H_4O_2)}.$$

L'auteur rapproche ensuite la formule de la chitine de celle de la chondroïtine, et montre ainsi que la glycosamine établit le passage qui conduit de la chitine des animaux inférieurs au cartilage des organismes supérieurs.

Tous sont donc d'accord pour reconnaitre que le principal produit de scission de la chitine est une ou plusieurs glycosamines.

Quoi qu'il en soit, la chitine est un composé très peu azoté.

Elle est absolument réfractaire à la plupart des réactifs habituels que nous employons dans les laboratoires d'histologie, et dans les conditions où nous les employons.

CHAPITRE SECOND

La Masse statoblastique.

Nous avons terminé la première partie de ce travail, et non la moins importante de notre mémoire : l'*Étude de la membrane du statoblaste*. Nous abordons maintenant le deuxième chapitre : l'*Étude de la masse statoblastique*, appelée encore et très exactement par les auteurs allemands *Bildungsmasse* (masse de formation), ce nom ne préjugeant rien sur sa nature véritable.

---

(1) *Physiologische Chemie*; Berlin, 1877.

(2) SCHMIEDEBERG : *Ueber d. chem. Zusammensetzung des Knorpels*; Arch. f. experim Pathol. und Pharm., t. XXVIII, 1891.

I. Définition. La masse statoblastique, ou *Bildungsmasse*, est cette partie du statoblaste entourée par la coque chitineuse et destinée à donner naissance à l'être nouveau : le bryozoaire.

Nous confondons désormais dans cette partie de notre étude les deux espèces de bryozoaires, l'*Alcyonella* et la *Cristatella*; leurs masses statoblastiques diffèrent très peu entre elles.

II. Constitution. La *Bildungsmasse* est formée d'un grand nombre de cellules, offrant dans la suite de leur développement une grande analogie avec un parenchyme végétal.

Une constitution aussi peu compliquée semble ne réclamer qu'une étude très courte; il y a peu d'objets d'un examen aussi facile. Les dessins que nous avons reproduits dans nos Pl. I et II, même en l'absence de toute description, paraissent suffisamment explicatifs. C'est notre avis, et nous espérons le faire partager par tous ceux qui examineront attentivement nos planches. Malgré cela, nous croyons devoir insister d'une façon toute particulière sur cette constitution, parce qu'*elle a été révoquée en doute ou plutôt niée par tous les auteurs qui ont étudié le statoblaste avant nous.*

III. Examen. Nous nous sommes adressé pour cette partie de notre étude aux procédés suivants :

1) Examen du statoblaste entier et intact dans l'eau, le sérum artificiel, les solutions glycérinées faibles, le plus souvent aidé par l'action de réactifs colorants et électifs du noyau : vert de méthyle, carmin, hématoxyline. Cette méthode ne convient qu'aux statoblastes très jeunes.

2) Le procédé de dissociation. On dilacère le statoblaste dans les mêmes milieux que ci-dessus, à l'aide de très fines aiguilles. Ce procédé nous a été d'un grand secours, principalement pour les statoblastes à coque dure. Grâce à lui, il nous a été possible d'isoler çà et là quelques cellules entières et de les étudier dans leurs détails.

3) Les coupes. L'objet est fixé par les solutions mercuriques ou chromiques usuelles, et enrobé à la paraffine. La coloration se fait avant ou après l'enrobage.

C'est sur des coupes obtenues par cette méthode que nous avons fait réagir les réactifs les plus divers : matières colorantes acides et basiques, solutions pepsiniques, etc. Ce mode d'investigation, malgré les soins minutieux et pour ainsi dire infinis qu'il exige, nous a donné d'excellents résultats. Nous reparlerons entre autres de l'action du réactif de Millon et des liquides digestifs sur des préparations de ce genre.

IV. Résultats. A l'aide des méthodes que nous venons d'énumérer, nous avons pu nous convaincre que la masse statoblastique était tout simplement constituée de *cellules*, cellules que nous avons pu suivre et dessiner pendant toute l'évolution du statoblaste, depuis sa formation par pullulation d'une cellule unique du cordon funiculaire jusqu'à son achèvement complet. Aussi, avons-nous constamment rencontré au sein de la masse statoblastique la structure cellulaire caractérisée par ses trois éléments : la membrane, le noyau, le protoplasme.

Nous étudierons successivement ces trois éléments :

Dans un statoblaste jeune;

Dans le statoblaste au cours de son développement;

Dans le statoblaste à maturité.

A. *Le statoblaste jeune.* Il est à peu près impossible de méconnaître la structure cellulaire du statoblaste jeune, et les observateurs sont assez d'accord pour la lui reconnaître. En effet, les trois éléments s'y reconnaissent avec la plus lumineuse évidence.

La *membrane cellulaire* est mince et nette, elle entoure chaque cellule.

Le *noyau*, très riche en nucléine, se colore intensément par les réactifs de la nucléine : vert de méthyle, carmin et hématoxyline.

Le *protoplasme* se montre très abondant, finement granuleux, sans enclaves ni vacuoles, Pl. I, fig. 1, 2; Pl. II, fig. 1, 2, 3.

B. *Le statoblaste au cours de son développement.* Les différentes transformations qui se passent au sein des cellules ne tardent pas à modifier ce facies caractéristique, sur la nature duquel il est impossible de se méprendre.

La *membrane cellulaire* subit peut-être les modifications les moins apparentes à cette période, et c'est probablement à cette particularité qu'elle doit d'avoir été méconnue par les observateurs; car, si la membrane ne se modifie guère, le reste de la cellule change beaucoup, le protoplasme notamment; la membrane reste mince et peut échapper à l'examen.

Le *noyau* subit également une transformation qui n'est pas de nature à le faire ressortir davantage, et rend sa recherche plus difficile. Généralement, tout l'élément nucléinien se tasse en un nucléole-noyau, identiquement comme le fait se passe dans certains œufs, différentes algues, plusieurs infusoires, etc. Ce nucléole petit, bien que brillant, et perdu, pour ainsi dire, au sein de la cellule dans un noyau pâle, peut bien échapper à l'observateur non prévenu.

Le *protoplasme* change complétement d'aspect. Les fines granulations, dont nous parlions plus haut, font place à des enclaves albuminoïdes qui vont grossissant à mesure qne le statoblaste se développe, et finissent par remplir et gonfler tellement les cellules qu'on ne distingue les détails cellulaires qu'avec beaucoup de peine, Pl. I, fig. 3, 4, 5, Pl. II, 5, 6.

C. *Le statoblaste à maturité.* L'aspect du protoplasme, son changement si complet font que le statoblaste à maturité apparait, nous parlons de la *Bildungsmasse*, comme un entassement d'enclaves albuminoïdes. Il faut pour se convaincre de sa véritable structure : *a)* ou bien avoir suivi pas à pas le développement des cellules; *b)* ou bien se livrer à un examen des plus attentifs du tissu qu'on a sous les yeux.

Cette double méthode d'observation, aidée seulement par l'emploi des colorants électifs du noyau, a toujours suffi pour nous faire reconnaître à toute évidence que *nous étions en présence d'un tissu.* Nous nous serions même borné à ces procédés si simples d'investigation, si nous n'avions eu devant nous les affirmations contradictoires des auteurs cités plus haut.

Nous avons donc contrôlé nos premières observations, désirant avant toute chose que la véritable structure de la *Bildungsmasse* ne fut pas seulement évidente pour nous, mais encore et surtout pour tous ceux qui nous liront.

Nous dirons donc, au risque d'encourir le reproche de prolixité, comment nous avons acquis tous nos apaisements à ce sujet.

Puisque la *Bildungsmasse* n'est pas une cellule unique, mais un tissu, il s'agit d'y montrer les cellules avec tous leurs éléments.

1) *La membrane.* La membrane des cellules de la *Bildungsmasse* possède, quoique à un faible degré, comme toutes les cellules du statoblaste, la faculté de se chitiniser. Cette chitinisation, ou tout au moins ce commencement de chitinisation de la membrane, lui donne vis-à-vis des agents mécaniques et des réactifs une résistance considérable. C'est en nous basant sur cette propriété de la membrane que nous sommes parvenu à la mettre en entière évidence.

a) La dissociation permet d'isoler les cellules les unes des autres, ce qui serait totalement impossible sans l'existence d'une membrane propre à chaque cellule et, ajoutons-le, d'une membrane puissante.

b) Grâce à l'action des liquides digestifs sur les coupes, solution glycérinée chlorhydrique, solution pepsinique d'estomac de porc, agissant

pendant plusieurs jours à la température moyenne de 38°, nous avons pu débarrasser complétement les cellules de leur contenu. Il ne restait que les membranes que nous avons pu colorer par l'iode en solution dans KIo et encore par l'hématoxyline.

c) Enfin nous avons fait agir sur des coupes le réactif de MILLON. Le protoplasme coloré en rose s'est coagulé au centre de la cellule et les membranes ont apparu très nettement.

2) *Le noyau.* Le noyau est l'élément le plus difficile à distinguer au milieu du protoplasme gonflé par les enclaves.

Il est rare qu'avec un peu d'habitude on ne puisse le découvrir dans les cellules dissociées. Il occupe habituellement la périphérie de la cellule.

Avec l'aide des colorants, on peut le révéler même sur des statoblastes entiers.

Nous nous sommes servi avec succès pour l'observer dans les cellules, où il ne nous apparaissait pas immédiatement, de l'artifice suivant. On introduit entre le couvre-objets et le porte-objets une goutte de matière colorante, on écrase avec précaution les cellules en appuyant avec l'extrémité d'un instrument quelconque sur le couvre-objets; les cellules crèvent, s'imbibent mieux de la matière colorante; on lave pour enlever l'excès du réactif et le noyau apparait seul coloré.

3) *Le protoplasme.* Nous avons à peine besoin d'en parler. Nous avons dit à propos de la membrane comment il se comportait vis-à-vis du réactif de MILLON. Cette réaction n'a jamais manqué de se produire et de nous faire distinguer le protoplasme de la membrane.

V. CONCLUSION. CRITIQUE. De l'étude de la *Bildungsmasse*, nous concluons que *la masse statoblastique est un tissu.* Il y a loin, comme on le voit, de notre conclusion à celle des naturalistes qui ont écrit sur ce sujet. ALLMANN, NITSCHE, GEGENBAUR parlent bien d'un agrégat de cellules, mais le pointillé, qui dans leurs planches occupe toute l'étendue du statoblaste, n'est rien moins que démonstratif.

TURPIN et GERVAIS considéraient la *Bildungsmasse* comme une cellule *unique* à contenu vitellin.

Pour VOGT et YUNG, 1888, la *Bildungsmasse* est encore de la même nature » C'est évidemment, écrivent ces auteurs, une accumulation proto- » plasmatique un peu nuageuse, mais non pas cellulaire (textuel). » T. I, p. 683 de l'édition française.

Max Verworn, 1887, ne pouvant nier l'évidence, dessine certaines membranes, sans en parler cependant. Il fait des cellules de la *Bildungsmasse* » des amas de noyaux qui ont perdu leurs nucléoles «. Max Verworn n'a pas même vu les noyaux; ce qu'il prend pour des noyaux » privés de leurs nucléoles, « ce sont tout bonnement les enclaves.

Nous ne pouvons terminer cette étude sans insister sur les planches qui accompagnent les travaux de Nitsche et Verworn sur les bryozoaires.

Nitsche a étudié l'*Alcyonella*, Verworn la *Cristatella*; nous avons étudié les deux espèces. De l'observation comparée des planches de Nitsche, de Verworn et des nôtres résultent des conclusions assez inattendues.

Nitsche (*Alcyonella*) affirme au début de son étude, que le statoblaste est un bourgeon. La *Bildungsmasse* devrait donc être considérée par lui comme un tissu. Il commence par dessiner des cellules dans la *Bildungsmasse*, fig. 34 et 38. Mais, sans doute, il ne tarde pas à ne plus retrouver dans la masse centrale la structure cellulaire, car ses fig. 40 et 42 n'indiquent plus de traces de cellules, mais un amas nuageux de protoplasme semé de points. On nous permettra de dire que jamais, dans l'*Alcyonella*, les cellules ne sont plus nettement visibles et délimitables que dans les derniers stades du développement; or c'est précisément dans ces stades que Nitsche méconnaît la structure cellulaire de la *Bildungsmasse*.

Verworn (*Cristatella*) est aux antipodes de Nitsche. On ne trouve pas de trace de configuration cellulaire dans les fig. 42 et 43, mais il dessine un simili-tissu dans ses fig. 47 et 48. Et l'on peut faire ici une remarque inverse de celle que nous faisions ci-dessus au sujet des figures de Nitsche. Chez la *Cristatella* — nous ne disons pas l'*Alcyonella*, — dans les premiers stades du développement, dans le moment où chez la *Cristatella* la nature du tissu est si évidente, Verworn ne voit pas de traces de membranes cellulaires, il ne dessine qu'un amas de noyaux. Au contraire, à l'époque où il est le plus difficile de reconnaître cette structure, Verworn la représente, mais toute différente de ce qu'elle est en réalité; il lui prête cette signification singulière : » ce sont, dit-il, des groupements de » noyaux privés de nucléoles. «

Nous avons dû nous inscrire en faux et contre l'assertion de Nitsche, et contre celle de Verworn. La structure cellulaire de la *Bildungsmasse* n'est pas seulement évidente au début (Nitsche), ou à la fin (Verworn); le stato-

blaste est un tissu. Depuis sa formation, tant chez l'*Alcyonella* que chez la *Cristatella*, aux dépens d'une cellule du funicule, jusqu'à son complet développement, *toujours, dans tous les statoblastes et à toutes les périodes*, on reconnaît indiscutablement et avec la dernière évidence un tissu constitué de cellules avec leurs trois éléments : membrane, protoplasme, noyau.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous nous étions posé en commençant ce mémoire ces deux questions :

Comment se forme la membrane du statoblaste?

Comment se constitue la masse centrale ou *Bildungsmasse ?*

A la première de ces questions, il avait été répondu que la membrane était un simple produit de sécrétion. Nous avons prouvé que la membrane était organisée, composée de cellules qui subissent une différentiation cellulaire.

A la seconde de ces questions, il avait été répondu très diversement. Nous avons montré qu'aucune des réponses données n'était satisfaisante, et nous avons prouvé que la masse centrale était non une cellule, mais un tissu, et ce à toutes les périodes de son développement.

BIBLIOGRAPHIE

Trembley : Mémoire pour servir à l'histoire des Polypes d'eau douce; Leide, 1744.

A J. Rösel von Rosenhof : Insecten Belustigungen; Nuremberg, 1754.

Cuvier : Tableau élémentaire; Paris, an VII.

Pallas : Descriptio Tubulariæ fungosæ; Nov. commet. Acad. Sc. imp. Petrop., t. XII, 1768.

Lamarck : Histoire naturelle des animaux sans vertèbres; Paris, 1815.

Turpin : Étude microscopique de la Cristatella mucedo; Annales des Sc. natur., seconde série, t. VII, Paris, 1837.

Gervais : Recherche sur les Polypes d'eau douce des genres Plumatella, Cristatella et Paludicella; Ann. des Sc. naturelles, seconde série, t. VII. Synonymie des divers polypes à panache et description de la Cristatella. 1837.

Van Beneden et *Dumortier* : Histoire naturelle des Polypes composés d'eau douce; Nouveaux mémoires de l'Académie royale des Sc. et belles-lettres de Bruxelles, t. XXI, 1842; IIe partie, 1852.

Van Beneden : Recherches sur les Bryozoaires fluviatiles de Belgique; Mémoires de l'Académie royale de Belgique, t. XXI, 1847.

G. J. Allman : A monography of the fresch water polyzoa; London, 1847.

Nitsche : Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Phylactolämen Süsswasserbryozoen, insbezondere von Alcyonella fungosa; Berlin. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1868.

C. Claus : Zoologie; Paris, 1884.

Gegenbaur : Précis d'Anatomie comparée; Paris, 1885.

Kræpelin : Ueber die Phylogenie und Ontogenie der Süsswasserbryozoen; Versammlung deutscher Naturforscher und Ærzte zu Berlin, Sektion für Zoologie; Biologisches Centralblatt, 1886-1887.

Hoppe-Seyler : Physiologische Chemie; Berlin, 1877.

Carl Vogt et *Emile Yung* : Traité d'Anatomie comparée pratique; Paris, t. I, 1888.

Max Verworn : Beiträge zur Kenntniss der Süsswasserbryozoen; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Band XLVI, 1, 1888.

O. Schmiedeberg : Ueber die chemische Zusammensetzung des Knorpels; Arch. f. exper. Path. u. Pharm., XXVIII, 5-6, 1891.

EXPLICATION DES PLANCHES

Tous les dessins ont été exécutés par nous à la chambre claire, au microscope de ZEISS, à la hauteur de la table.

PLANCHE I.

Alcyonella fungosa.

FIG. **1**. Funicule avec statoblaste *st1*; *st2* loge d'un statoblaste enlevé; *f* funicule (Gr. : 1/18 × 2).

FIG. **2**. Statoblaste jeune; A, feuillet cystogénique supérieur externe; B, feuillet cystogénique inférieur interne; B*l*, masse centrale (Gr. : im. aq. apoc. × 4).

FIG. **3**. Statoblaste dans lequel la couche cystogène double est en voie de développement; *ch*, chitine en deux lamelles (Gr. : apoc. à sec × 4).

FIG. **4**. Statoblaste peu avancé. La couche cystogénique entoure les 2/3 du statoblaste. En *L*, flotteur (Gr. : im. aq. IV 1 × 2).

FIG. **5**. Statoblaste à coque très avancée, incomplète encore en bas. La couche cystogène inférieur interne, *B*, n'existe plus; *A* subsiste seul. En *L*, flotteur (Gr. : DD × 1).

Dans ces 5 premières figures, *f* indique l'épithélium funiculaire.

FIG. **6**. Statoblaste presque achevé.

Ce dessin ne donne que la coque *co* et le bourrelet *L*; sur la coque traces de cellules (Gr. : DD × 2).

FIG. **7**. Statoblaste en formation. Membrane dessinée tangentiellement à la surface; *p*, calotte polaire; *A*, couche cystogène externe (Gr. : ap. im. hom. × 4).

FIG. **8**. Statoblaste jeune. Formation de la membrane protectrice. Les deux demi-cercles *mm* et *m'm'*. *BL*, *Bildungsmasse* avec ses cellules (Gr. : DD × 1, DD × 4).

FIG. **9**. Statoblaste très avancé. Section optique équatoriale. Coque formée (Gr. : DD × 1).

FIG. **10**. Statoblaste entier. *P*, calotte polaire. *co*, coque (Gr. : D × 1).

FIG. **11**. Statoblaste en cours de développement; *co*, coque.

FIG. **12**. La coque vue d'en haut tangentiellement (Gr. : CC × 1).

FIG. **13**. Fragment de la membrane; *Ep*, lambeau d'épithélium (Gr. : apoc. imm. aq × 2 ord.).

FIG. **14**. Fragment de la membrane; *co*, coque formée; *A*, rangée de cellules ou feuillet cystogène externe; *f*, funicule (Gr. : DD × 4).

FIG. **15**, **16**, **17**. Œufs véritables de l'*Alcyonella* : *n*, noyau; *n'*, nucléole nucléinien (Gr. : ap. im. aq. × 4. Gr. : DD × 4).

PLANCHE II.

. *Cristatella mucedo.*

FIG. **1.** Statoblaste jeune; *f*, funicule; *A*, couche cystogène supérieur; *B*, inférieur; *Bl*, *Bildungsmasse* (Gr. : DD × 4).

FIG. **2.** Id. Stade plus avancé; multiplication des noyaux dans la zone cystogénique (Gr. : DD × 2).

FIG. **3.** Statoblaste avancé; coupe oblique; pas de chitinisation (DD × 1).

FIG. **4.** Formation de la coque, *co*, avec ses noyaux encore visibles (Gr. : DD × 1).

FIG. **5.** Statoblaste en plein développement; coque en formation. Le feuillet cystogène inférieur existe encore en partie; *B*, anneau se forme; *R*, branchage (Gr. : CC × 2).

FIG. **6.** Évolution de la coque aux dépens des deux feuillets. *F*, flotteur, avec branchage, *R*, en pleine formation (Gr. : D × 1).

FIG. **7.** Statoblaste; coupe de la membrane; coque, flotteur et crochets. De *A* en *B*, points suivant lesquels le flotteur est séparé de la coque. De *B* en *C*, points suivant lesquels le flotteur est adhérent à la coque.

1, Branchage équatorial; 2, cercle inférieur de crochet; 3, supérieur; en *F*, crochet entier (Gr. : D × 2).

FIG. **8.** Début de la formation des crochets, en *V*, *W*, bourgeons (Gr. : D × 2).

FIG. **9.** Crochets; *s*, *s'*, *s''*, épines rudimentaires (Gr. : D × 4).

FIG. **10.** Statoblaste vu tangentiellement.

1, Rang supérieur des crochets; 2, cercle des branchages; 3, rangée inférieure des crochets; *l'*, ligne ondulée des branchages; *ch*, chitine; *ep*, épithélium; *f*, funicule (Gr. : AA × 4).

FIG. **11**, **12.** Coupes de crochets à divers stades; *A*, *B*, *C*, *D*, montrant les cellules qui servent à leur formation (Gr. : D × 4); *chr*, chitine; *ep*, cellules épithéliales.

FIG. **13.** Même légende que FIG. **10** (Gr. : AA × 4).

FIG. **14.** Surface d'un œuf mûr dessiné à un endroit sans branchages (Gr. : D × 1).

FIG. **15.** Fragment de membrane d'un statoblaste âgé, montrant les points d'épaississement des membranes cellulaires (Gr. : DD × 4).

FIG. **16.** Coupe de la membrane oblique; une partie de chaque cellule s'est chitinisée, le reste s'est détruit; on voit les lambeaux de membrane cellulaire (Gr. : D × 4).

FIG. **17.** Un fragment de la couche cystogénique (FIG. **6**, PL. II) grossie (Gr. : apoc. imm. homog. × 4), pour montrer le processus de chitinisation au sein de la cellule; *ch*, membrane cellulaire en voie de chitinisation.

FIG. **18** Fragment des couches diverses du statoblaste au début de la chitinisation; (Gr. : apoc. imm. aq. × 4); *f*, cellules du funicule; *A*, cellule de la couche externe; *ch*, chitine; *B*, cellules de la couche interne; *Bl*, *Bildungsmasse*.

FIG. **19.** Quelques cellules de la *Bildungsmasse* d'un statoblaste; *en*, enclaves.

FIG. **20.** Quelques cellules de la *Bildungsmasse* jeune. CC × 4, mêmes lettres que FIG. **18.**

TABLE DES MATIÈRES

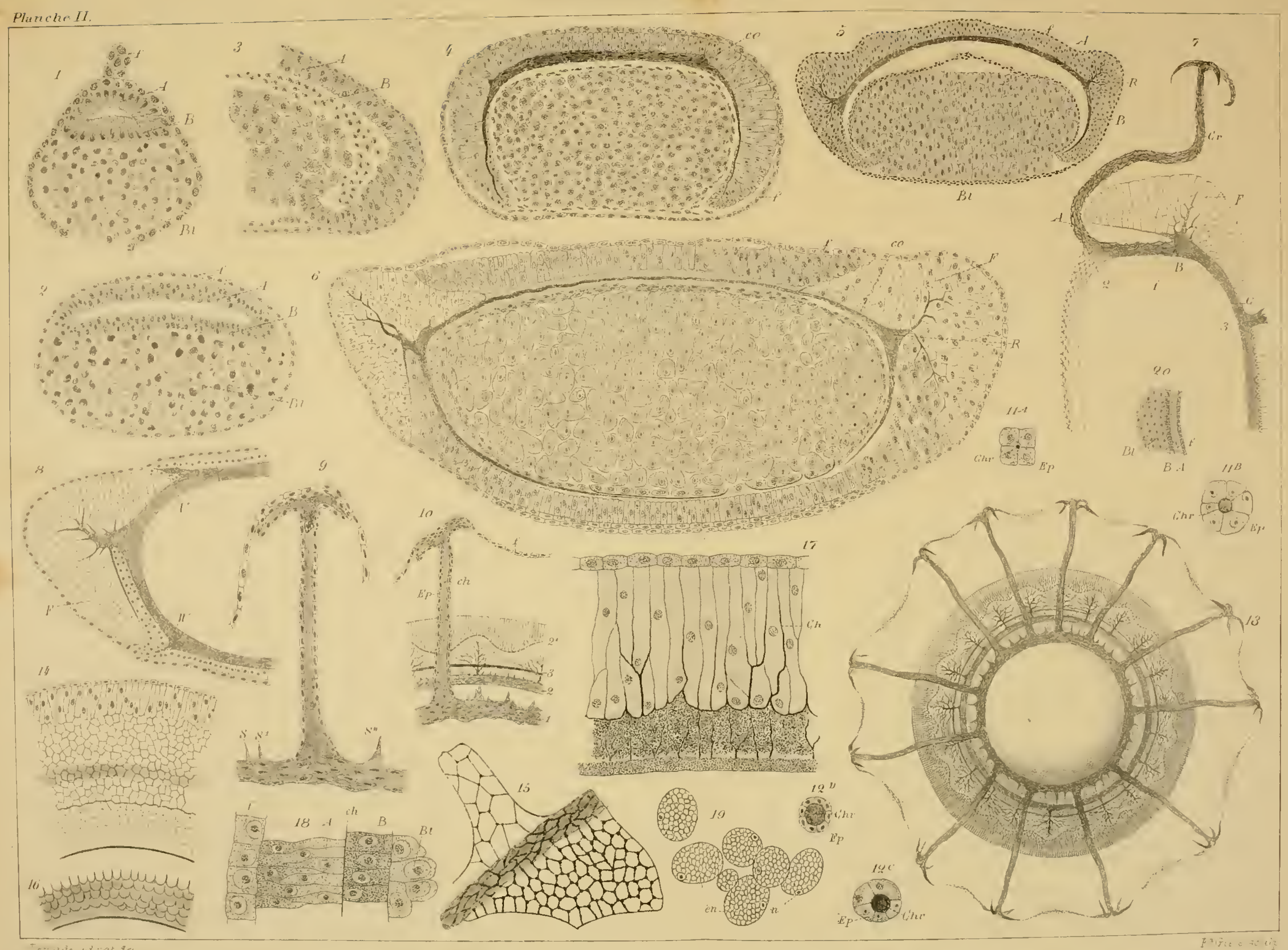
Alcyonella fungosa

Planche I



Cristatella mucedo

Planche II.



CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DU

POUVOIR BACTÉRICIDE DU SANG

PAR

A. BASTIN
DOCTEUR EN MÉDECINE

(Mémoire déposé le 30 *juin* 1892.)

TRAVAIL DU LABORATOIRE D'ANATOMIE PATHOLOGIQUE
ET DE PATHOLOGIE EXPÉRIMENTALE DE L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DU

POUVOIR BACTÉRICIDE DU SANG

INTRODUCTION

Dans la lutte engagée entre le microbe et l'organisme, nous devons considérer l'attaque et la défense : d'un côté, les conditions variables de virulence des microbes ; de l'autre, l'état des moyens de défense que l'organisme peut leur opposer, par lesquels il peut les vaincre. L'étude de ces moyens de défense, qui se confond avec celle de l'immunité, a soulevé, depuis quelques années déjà, la curiosité passionnée des bactériologistes. De toutes parts, des travaux consciencieux et laborieux ont été faits, des observations ont surgi, des hypothèses ont été émises. Jusqu'à présent, il faut le dire, l'accord ne s'est pas fait entre les auteurs, et la question est loin d'être élucidée. Chacun continue cependant à apporter sa pierre pour l'édification d'une théorie qui satisfasse les esprits, et le jour n'est pas loin peut-être, où l'on pourra saisir dans son essence le mécanisme, complexe sans doute, de l'immunité.

Quoi qu'il en soit, dans l'état actuel de la question, deux théories se partagent la faveur des bactériologistes : la *phagocytose* et l'*influence bactéricide des humeurs*.

I. Phagocytisme

Un microbe pathogène envahit l'organisme : si celui-ci est résistant, le microbe est englobé et détruit par les globules blancs, sans qu'il ait subi auparavant aucune dégradation. Telle est la théorie de la phagocytose, telle que Metchnikoff, qui l'a créée, a voulu l'établir. Dans ses remarquables

mémoires sur l'immunité, le savant russe s'est efforcé de prouver que les microbes sont englobés, non à l'état de cadavres, mais vivants et virulents. Cette théorie a été l'objet, de toutes parts, d'observations multiples. Quelques-unes lui ont été favorables, et c'est de l'institut Pasteur que sont principalement sortis les travaux qui l'appuyaient. Par contre, la plupart des bactériologistes allemands, entre autres NUTTAL, NISSEN, BUCHNER, BAUMGARTEN et ses élèves, sont loin d'admettre les idées de METCHNIKOFF. Certes, ils ont aussi constaté le fait de la phagocytose, mais ils se refusent à lui accorder l'importance que le savant russe veut lui attribuer, en en faisant le moyen principal de protection contre les microbes.

Parmi tant d'observations, nous tenons à rappeler, en deux mots, les expériences faites par NUTTAL (1), parce qu'elles se rapportent directement à l'étude que nous avons entreprise. NUTTAL reconnaît, comme METCHNIKOFF, l'existence dans les globules blancs de microbes dégénérés, mais il constate aussi qu'il en existe en dehors des phagocytes, en liberté dans les humeurs. La dégénérescence des uns et des autres marche de pair au point de vue de la rapidité avec laquelle elle se fait. Donc, si l'on admet une propriété microbicide des phagocytes, il faut admettre une propriété équivalente du sérum.

En somme, la grande majorité des bactériologistes sont d'avis que la phagocytose est loin de tout expliquer dans le mécanisme de l'immunité. Ils admettent une large intervention, dans la lutte, d'autres moyens de défense, surtout du pouvoir bactéricide des humeurs.

II. Pouvoir bactéricide du sang.

FODOR (2) a signalé le premier l'influence bactéricide du sang de lapins vis-à-vis des bactéries charbonneuses. Bientôt après, NUTTAL (3), NISSEN (4) et BUCHNER (5) ont refait ces expériences pour d'autres espèces animales vis-à-vis de différents microbes, et ont confirmé l'existence du pouvoir bactéricide du sang. Peu après, BUCHNER prouva que cette propriété ne dépend pas des globules rouges et doit être attribuée au sérum.

(1) G NUTTAL : *Experimente über die bacterienfeindlichen Einflüsse des thierischen Korpers;* Zeitschrift für Hygiene, tome IV, 1888.

(2) Deutsche med. Wochenschrift, 1887.

(3) G. NUTTAL : Op. cit.

(4) F. NISSEN : *Zur Kenntniss der bacterienvernichtenden Eigenschaften des Blutes*; Zeitschrift f. Hyg., t. VI, 1889.

(5) Centralbl. für Bakt., Band VI.

Tous les auteurs que nous venons de citer sont d'avis que le pouvoir bactéricide doit jouer un rôle considérable dans les phénomènes de l'immunité. LUBARSCH, par contre, à la suite d'expériences sur lesquelles nous reviendrons plus loin pour en apprécier la valeur, pense que le pouvoir bactéricide doit être bien moindre dans les vaisseaux qu'il ne l'est «in vitro», et que par conséquent, son action ne correspond nullement aux phénomènes de l'immunité.

Enfin, des expériences faites sur différents microbes, et tout spécialement par CHARRIN et ROGER sur le bacille pyocyanique, il résulte que le sang des animaux vaccinés est plus microbicide que celui des animaux de même espèce qui ne le sont pas. Ces résultats prêtent un appui sérieux à ceux qui pensent que l'action microbicide du sang intervient pour une large part dans les phénomènes de l'immunité.

Dans les expériences qu'ils ont faites en vue de l'étude de la propriété bactéricide du sérum, les auteurs ont généralement procédé de trois façons différentes :

1° Les uns se sont contentés d'en faire l'étude «in vitro». Cette méthode, suffisante pour fixer les premiers éléments de la question, ne l'était évidemment plus dès qu'il s'agissait de prouver l'existence du pouvoir bactéricide dans le sang en circulation, et d'établir ses rapports avec l'immunité.

2° D'autres, tels que BONOME et LUBARSCH, ont injecté dans les veines une quantité connue de microbes, puis retirant, à intervalles déterminés, une quantité de sang, ils l'ensemençaient sur des plaques. D'après le nombre plus ou moins grand de colonies répandues sur leurs plaques successives, ils tiraient des conclusions par rapport au pouvoir bactéricide du sang. Cette méthode est mauvaise. On sait, en effet, que les microbes ne restent pas longtemps dans le sang en circulation, mais qu'ils s'arrêtent rapidement dans les organes parenchymateux, tels que la rate et le foie. BONOME (1) a étudié de cette façon le pouvoir bactéricide du sang de lapin vis-à-vis du staphylocoque pyogène. Il constate que le nombre des microbes diminue dans le sang au fur et à mesure qu'on s'éloigne du moment de l'injection. Il en conclut que le sang de lapin est bactéricide pour le staphylocoque, et se livre dès lors à diverses expériences, entre autres

(1) Centralbl. für Bakt., 1890, II, p. 199.

à l'étude des modifications exercées sur ce pouvoir par l'injection de pus dans le sang. La conclusion n'est pas légitime, attendu que les microorganismes s'arrêtent dans différents organes, et que, par conséquent, leur nombre doit diminuer dans le sang, primitivement du moins.

Lubarsch(1) de son côté, après avoir constaté qu'une goutte de sang de lapin peut tuer plusieurs millions de bactéries charbonneuses, injecte dans la veine un nombre de microbes comparativement infime, 16400, et l'animal succombe au charbon. Il conclut de là, que le sang en circulation doit être bien moins bactéricide qu'il ne l'est »in vitro«. Encore une fois, conclusion non légitime! Les microbes arrêtés dans le parenchyme de certains organes peuvent s'y développer à l'aise et produire dès lors une infection mortelle.

3° Nissen (2), enfin, a abordé la question d'une autre façon : il a étudié l'effet sur le pouvoir bactéricide du sang des injections intraveineuses d'émulsions microbiennes. Il a constaté, comme fait capital, que ces injections, à dose considérable, abolissent ce pouvoir. Il en a justement conclu, bien qu'avec une certaine hésitation, à l'existence de l'action bactéricide dans le sang en circulation.

Ces expériences de Nissen nous ayant paru des plus intéressantes, nous avons cru bien faire en nous engageant dans la voie indiquée par lui.

(1) Centralbl. für Bakt., Band VI, 1882, p. 11-19 et 20.
(2) F. Nissen : Op. cit.

PREMIÈRE PARTIE

TECHNIQUE EXPÉRIMENTALE

Rechercher l'effet produit sur le pouvoir bactéricide du sang par l'injection des microbes et de leurs produits, telle est donc l'idée première qui a présidé à nos expériences.

Voici, indiquée d'une manière générale, la façon dont nous avons procédé.

Nos recherches ont porté exclusivement sur des chiens, et nous avons choisi, comme organisme, le staphylocoque pyogène doré.

Nous commencions à recueillir à la carotide une petite quantité de sang, 20 c. c. environ, qui devait servir à fixer son pouvoir bactéricide avant l'injection. Le sang était reçu directement dans un tube stérilisé et défibriné au moyen d'un fil de cuivre recourbé en crochet et qui traversait le tampon d'ouate. Nous pratiquions alors l'injection dans la veine jugulaire externe. Elle consistait en une émulsion de microbes dans 15 c. c. d'eau physiologique. Le liquide était poussé avec une grande lenteur, et nous avions bien soin de ne pas introduire d'air. Après une demi-heure, nous recueillions une nouvelle portion de sang, égale à la première et défibrinée de la même façon. A ces deux portions de sang, nous ajoutions deux anses de fil de platine d'une même émulsion de staphylocoques dans l'eau physiologique. Pour chaque plaque, nous prenions deux anses de sang.

Ajoutons que, pendant toute la durée de l'expérience, le sang était maintenu dans la couveuse, et que nous nous sommes constamment servi, pour nos émulsions, de cultures fraiches sur agar incliné, ayant été 15 heures à l'étuve. Nous avons choisi l'agar peptone pour les plaques. Toutes ont été faites en double. Nous passons sur les autres précautions prises et connues de tout le monde.

Avant d'indiquer le résultat de nos recherches, nous devons aller au-devant de deux objections qui se présentent naturellement à l'esprit, et qui, si elles étaient fondées, vicieraient d'emblée nos résultats. En effet, indépendamment de l'injection des microbes, l'animal en expérience ne se

trouve plus dans les mêmes conditions, lorsqu'on lui prend du sang pour la seconde fois : 1° il a été saigné; 2° il est resté attaché sur la table d'opération pendant 30 minutes. Ces circonstances ne peuvent-elles pas, à elles seules, modifier le pouvoir bactéricide de son sang?

I. *La saignée modifie-t-elle le pouvoir bactéricide du sang?*

Les deux expériences suivantes nous permettent de répondre par la négative.

Expérience I. Chien de 3750 grammes. Après avoir soutiré 20 c. c. de sang (portion A), nous laissons couler 35 autres c. c. Le chien a perdu environ le 1/45 de sa masse sanguine, c'est-à-dire une quantité beaucoup plus considérable que celle que nous lui enlevons dans nos expériences. Dix minutes après, nous recueillons de nouveau 20 c. c. de sang (portion B). Les portions A et B sont ensemencées avec 2 anses d'une émulsion de staphylocoques pyogènes.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	30614 36926	30130 28907
Après 1 1/4 heure :	14125 12526	14103 13950
Après 2 1/2 heures :	5124 4727	5583 5843
Après 3 1/2 heures :	4224 4515	4235 5143

Expérience II. Chien de 4000 grammes, opéré dans des conditions identiques au précédent.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	850 380	1064 884
Après 2 heures :	44 49	189 150
Après 4 heures :	33 31	68 72

Conclusion. *Nous pouvons ne tenir aucun compte de l'influence de la saignée.*

II. *Le pouvoir bactéricide n'est-il pas modifié par ce fait, que l'animal en expérience reste étendu pendant une demi-heure, dans une immobilité forcée?*

A priori, la chose ne paraissait pas impossible. On sait, en effet, que l'immobilité prolongée s'accompagne souvent, chez les animaux, d'un abaissement de température. Cet abaissement ne pourrait-il pas exercer quelque influence sur les réactions intimes de l'organisme, partant sur le pouvoir bactéricide du sang?

Les deux expériences suivantes répondent par la négative.

Deux chiens ont été tenus dans l'immobilité pendant une heure.

La portion A indique le sang recueilli avant qu'ils fussent attachés.
La portion B indique le sang recueilli au bout d'une heure.

	CHIEN I		CHIEN II	
	PORTION A	PORTION B	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	5527	5100	9516	8385
	6348	5984	8350	8880
Après 3 heures :	570	440	1550	1240
	410	372	1284	1022
Après 4 heures :	275	220	496	520
	226	192	572	480

Remarque I. Nous nous sommes constamment servi, pour les émulsions des microbes, d'eau stérilisée physiologique, c'est-à-dire renfermant 60/00 de sel marin. Cette précaution était indispensable. En effet, Bonome a constaté que l'injection d'eau non salée diminue le pouvoir bactéricide du sang. Le fait n'a, du reste, rien d'étonnant : l'eau simple détruit une partie des globules rouges, et, d'autre part, Buchner et Lubarsch ont démontré que la dissolution des hématies dans le sérum enlève à celui-ci sa propriété bactéricide.

Avec l'eau physiologique, le même fait ne se reproduit pas, ainsi que l'expérience suivante le démontre.

Chien 3500 grammes. Nous recueillons du sang normal (portion A). Nous injectons 15 c. c. d'eau physiologique; au bout de 1 1/2 heure, nous reprenons du sang (portion B).

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	4260	5188
	3757	4850
Après 3 heures :	1187	1390
	1058	1327
Après 4 heures :	488	540
	514	596

Remarque II. Nous pouvions craindre de fausser, jusqu'à un certain point, le résultat de nos expériences, au cas où nous ajouterions des quantités notablement inégales de microbes à des portions de sang dont le pouvoir bactéricide devait être comparé. Bien qu'il résulte des travaux des auteurs que le pouvoir ne varie guère, dans certaines limites, nous avons tenu à en faire nous-même l'expérience.

Nous devrions, en effet, ne pas nous attacher outre mesure, à ajouter aux portions de sang des quantités absolument égales de microbes.

Expérience. Chien de 5000 grammes. Nous lui prenons du sang normal, que nous partageons en 3 portions égales, auxquelles nous ajoutons respectivement 1 anse (portion A), 4 anses (portion B) et 10 anses (portion C), d'une même émulsion de staphylocoques.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	2957	11170	28160
	3036	10864	26220
Après 3 heures :	560	3177	9090
	618	3462	7876
Après 6 heures :	137	1169	2200
	150	1213	2377

On le voit, le rapport entre les premières et les dernières plaques n'est pas mathématiquement le même pour les trois portions. La différence est cependant négligeable dans l'espèce. En effet, dans les expériences qui suivront, la différence entre le pouvoir bactéricide avant l'injection des microbes, et ce même pouvoir après, sera peu marquée, ou bien sera considérable. Si elle est peu marquée, les expériences ne prouvent rien, l'exactitude absolue étant un leurre dans ces sortes d'expériences. Si, au contraire, cette différence est considérable, l'influence de la quantité inégale de microbes, ajoutée aux portions de sang, pourra être considérée comme nulle.

REMARQUE III. Dans les premières expériences que nous avons faites, nous avons fait des plaques d'heure en heure. Après nous être assuré que les chiffres les plus éloquents apparaissaient 3 et 4 heures après l'addition des microbes aux portions de sang recueillies, nous avons simplifié nos opérations en ne faisant des plaques que : au moment du mélange, après 3 heures et après 4 heures.

Ces préliminaires posés, les causes d'erreur étant écartées, nous en venons aux questions qui ont fait directement l'objet de nos recherches.

PREMIÈRE QUESTION. — *L'injection des microbes dans le sang modifie-t-elle le pouvoir bactéricide de celui-ci?*

Nos expériences ont porté sur les chiens.

Expérience I. Chien de 3500 grammes. Nous prenons du sang normal, portion A. Nous injectons 2 tubes de staphylocoques (cultures maigres sur agar non sucré); une demi-heure après, nous reprenons du sang, portion B.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	3060	3864
	4200	3416
Après 1 heure :	1050	1872
	1387	2164
Après 2 heures :	190	1184
	261	1252
Après 3 heures :	50	868
	60	922

Le soir même, le chien ne paraît pas très malade. Temp. le soir 39°5.
Le lendemain, diarrhée . . . Temp. le matin 40°.
à midi 38°7.
le soir 36°8.
Meurt dans la nuit.

La diminution du pouvoir bactéricide, sans être des plus considérables, est cependant manifeste.

Expérience II. Chien de 3400 grammes. Nous injectons une émulsion de 3 tubes de staphylocoques, donc une dose plus forte. Pour le reste, les conditions sont identiques à celles du chien I.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	3867	4464
	3246	3430
Après 1 heure :	1460	4690
	1727	2730
Après 2 heures :	1057	4136
	986	3880
Après 3 heures :	657	2924
	432	2790
Après 4 heures :	317	4874
	290	4288

Le chien est très abattu à la suite de l'injection. — Le jour même. Temp. soir 39°8.
Le lendemain, diarrhée . . . . Temp. matin 38°4.
Temp. soir 38°.
Meurt dans la nuit.

Conclusion. Le pouvoir bactéricide est notablement diminué, plus que pour le chien I.

Expérience III. En tous points conforme à la précédente.
Chien de 4000 grammes. Injection de 3 tubes de staphylocoques.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	3069	3199
	3240	2622
Après 1 heure :	1267	3848
	1311	3456
Après 2 heures :	1410	3172
	1125	2740
Après 3 heures :	752	3220
	622	3822
Après 4 heures :	253	13356
	251	14725

Le chien est très malade. Diarrhée abondante. Le soir, la température est à 38°6. Il meurt pendant la nuit.

Conclusion. Le pouvoir bactéricide est aboli.

Expérience IV. Elle ne diffère des deux précédentes que par la dose, qui est plus forte.

Chien de 3400 grammes. Injection de 4 tubes de staphylocoques.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	10160	11650
	9812	12075
Après 3 heures :	560	7256
	420	6875
Après 4 heures :	350	40176
	326	36700
	Le sang se défibrine rapidement	Le sang se défibrine plus lentement

Le jour même. Chien très malade . . Temp. soir 40°3.
Le lendemain . . . . . Temp. matin 39°2.
Temp. soir 37°8.
Meurt dans la nuit.

Conclusion. Le pouvoir bactéricide est presque entièrement aboli.

Nos expériences, on le voit, sont absolument concluantes. *L'injection, dans le sang, d'une quantité considérable de cultures de microbes abolit ou diminue considérablement son pouvoir bactéricide.* Elles concordent donc avec celles de Nissen. Nous voulons seulement insister tout particulièrement sur une conclusion à tirer de ce fait capital, et que l'expérimentateur allemand, nous semble-t-il, n'a pas assez mise en lumière.

En effet, le sang normal est bactéricide «in vitro». Nous injectons une émulsion microbienne dans le torrent circulatoire; quelque temps après, nous recueillons une nouvelle portion de sang. «In vitro», dans les mêmes conditions, nous recherchons son pouvoir bactéricide, et nous constatons qu'il a disparu. Il s'est épuisé dans le sang *en circulation*, *vivant*, par son action sur l'émulsion microbienne. Comment ne pas admettre, dès lors, que ce pouvoir a existé dans le sang *en circulation*, *vivant*, qu'il n'est pas seulement une propriété du sérum, «in vitro», placé dans des conditions autres que celles de sa vie normale.

Une question se pose ici tout naturellement.

A quoi serait due cette abolition du pouvoir bactéricide? Serait-elle due à l'épuisement de son action sur les microbes eux-mêmes? Serait-elle, au contraire, le résultat de l'action des toxines sur les substances bactéricides du sérum? Nous allons essayer d'élucider cette question.

Deuxième question. — *Comment se comporte le pouvoir bactéricide du sang après une injection de cultures stérilisées?*

Pour résoudre cette question, Nissen filtre les cultures du choléra, et il injecte le produit dans les veines d'un lapin. Il recueille du sang 20 minutes après, et constate que le sang est resté bactéricide. Il en conclut qu'on ne peut expliquer la diminution du pouvoir microbicide par l'addition des substances chimiques sécrétées par les microbes, mais qu'elle est due à l'épuisement de cette propriété, par suite de la destruction de nombreux microbes.

Au lieu de cultures rendues stériles par filtration, nous nous sommes servi de cultures stérilisées par le chloroforme, l'éther et la chaleur. Nous sommes arrivé à des résultats opposés à ceux de Nissen, et par conséquent à des conclusions contraires.

Nos expériences portent sur quatre chiens.

Expérience I. Chien de 4100 grammes. Injection d'une émulsion de 3 tubes staphylocoques que nous avons voulu stériliser par l'éther. Nous ensemençons un tube d'agar avec cette émulsion, pour nous assurer si tous les microbes sont tués. Quelques colonies se développent sur ce tube.

Les conditions d'expérimentation sont toujours les mêmes que pour les expériences relatives à la première question.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	7740	5810
	9220	5186
Après 3 heures :	5180	3866
	4825	3208
Après 4 heures :	1750	14825
	1875	12548
	Le sang se défibrine rapidement	Le sang se défibrine lentement

Le jour même, le chien parait très abattu . Temp. soir 39°4.
Le lendemain, le chien va mieux. . . Temp. matin 39°.
Temp. soir 39°2.
Le surlendemain. . . . . Temp. matin 38°7.
Temp. soir 38°6.
Le chien se rétablit.

Conclusion. Le pouvoir bactéricide est considérablement diminué dans cette expérience.

Expérience II. Chien de 3700 grammes. Même dose que dans l'expérience précédente. Seulement pour tuer les microbes, nous employons le chloroforme au lieu de l'éther. Même résultat : quelques colonies se développent sur le tube témoin.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	9375	8650
	7940	9177
Après 3 heures :	2776	5386
	2684	6128
Après 4 heures :	689	20355
	812	22950
	Le sang se défibrine rapidement	Retard considérable dans la défibrination

Chien plus malade que le précédent. — Le jour même . . . Temp. soir 39°5.
Le lendemain . . . . . Temp. matin 38°7.
Temp. soir 38°.
Le surlendemain . . . . Temp. matin 37°.
Meurt dans l'après-midi.

Conclusion. Le pouvoir bactéricide est fortement diminué.

Ces deux expériences n'avaient évidemment pas de valeur absolue. Ni l'éther, ni le chloroforme n'avaient tué tous les microbes.

Nous considérions déjà, néanmoins, la question comme résolue. En effet, les microbes restés vivants devaient être en bien petit nombre, et, d'autre part, la diminution du pouvoir bactéricide était aussi marquée qu'avec des cultures non stérilisées.

Il était nécessaire cependant de prouver le fait par des expériences décisives. Nous nous sommes adressé dès lors, en vue de la stérilisation, à l'action de la chaleur. Nous maintenions l'émulsion à une température de 60° centigrades, au bain-marie, pendant 10 à 15 minutes. Jamais plus, avec ce procédé, nous n'avons eu de développement sur le tube témoin.

Expérience III. Cette expérience se fait remarquer par la quantité relativement peu considérable de poison injecté.

Chien 3000 grammes. Injection d'une émulsion de 2 tubes de staphylocoques (cultures maigres, agar sans sucre), soumise à 60° au bain-marie, pendant 15 minutes. Tube témoin : pas de développement.

Les autres conditions sont identiques à celles des expériences précédentes.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	790	957
	817	1034
Après 3 heures :	87	220
	70	250
Après 4 heures :	825	3040
	908	4058
	Le sang se laisse bien défibriner	Retard de la défibrination

Chien très peu malade. — Le jour même. . Temp. soir 39°2.
Le lendemain . . . . . Temp. matin 37°.
Temp. soir 37°.
Le surlendemain . . . . Temp. matin 38°5.
Temp. soir 38°7.
Le chien se rétablit complétement.

CONCLUSION. Nous constatons ici une légère diminution du pouvoir bactéricide; elle est cependant manifeste.

Expérience IV. Chien 3900 grammes. Expérience analogue, pour la dose, aux expériences 1 et 2.

Injection d'une émulsion de 3 tubes de staphylocoques, soumise à 60° au bain-marie, pendant 15 minutes. Tube témoin : pas de développement.

	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	9982	10128
	11168	10850
Après 3 heures :	1227	7980
	1168	7222
Après 4 heures :	580	22500
	872	24780
	Le sang se laisse bien défibriner	Retard très faible dans la défibrination

Le chien est très malade. Il présente une diarrhée abondante.
Le jour même . . . . . Temp. soir 40°1.
Le lendemain . . . . . Temp. matin 39°2.
Temp. soir 38°1.
Mort dans la nuit.

Conclusion. *Dans cette expérience*, la diminution du pouvoir bactéricide est très marquée.

Il résulte de ces expériences, à toute évidence, que le pouvoir bactéricide du sang est aboli par l'injection des cultures stérilisées, au même titre que par l'injection des cultures vivantes.

Une réaction se produit entre les substances bactéricides du sérum et les toxines sécrétées par les microbes. Il y a neutralisation des unes par les autres. Un rapprochement nous paraît utile à faire à ce sujet. Dans des expériences récentes sur la guérison du tétanos, Tizzoni et Cattani ont mêlé aux toxines du bacille tétanique du sérum d'animaux immunisés, et ils leur enlèvent ainsi leur virulence. Il y a, dans ce cas, neutralisation des poisons par les substances vaccinantes du sérum. Une chose analogue se passe ici dans nos expériences : il y a neutralisation des substances bactéricides du sérum par les toxines.

Nous l'avons dit plus haut, nos résultats sont en opposition avec ceux de Nissen. Il filtre les cultures, les injecte, et il trouve que le pouvoir bactéricide est conservé. Nous les stérilisons par la chaleur et nous constatons, après l'injection, que ce pouvoir est considérablement diminué. D'où vient cette différence? L'explication nous paraît simple. Au temps où Nissen faisait ses expériences, c'est-à-dire en 1889, l'on croyait généralement que les poisons microbiens étaient constitués par des ptomaïnes, c'est-à-dire des corps très solubles dans l'eau. Et certes, Nissen, en filtrant les cultures, croyait entraîner, si non la totalité, au moins la plus grande partie de ces poisons. Or, il n'en est rien. Il est prouvé aujourd'hui que les toxines sont des substances albuminoïdes; la filtration n'en entraîne qu'une faible partie; presque tout reste attaché au protoplasme des microbes. Nissen a donc expérimenté comme s'il avait injecté dans le sang une très petite quantité de cultures vivantes, et il a trouvé que, dans ces conditions, le pouvoir bactéricide n'était pas diminué.

Au contraire, en injectant des cultures stérilisées par la chaleur à 60°, nous mettons en présence du sang la totalité des toxines; il n'est donc pas étonnant de voir alors se produire des résultats tout opposés.

Nous n'hésitons donc pas à conclure comme il suit :

L'abolition du pouvoir bactéricide du sang, après l'injection d'une dose considérable de microbes, est due aux substances sécrétées par les microbes ou renfermées encore dans leur organisme.

TROISIÈME QUESTION. — *Y a-t-il un rapport entre le degré de la diminution du pouvoir bactéricide et la quantité de culture injectée?*

La chose ne nous paraît pas douteuse. Un simple coup d'œil jeté sur les tableaux relatifs aux deux premières questions nous montre que ce rapport doit exister. Ainsi, la comparaison entre l'expérience I et l'expérience IV (première question), et entre les expériences III et IV (deuxième question), est suffisamment suggestive. Nous avons tenu néanmoins à nous en assurer directement, et de façon à exclure toute cause d'erreur.

Pour cela, nous expérimentons simultanément sur deux chiens de poids sensiblement égaux, et nous leur injectons respectivement, à l'un une petite quantité, à l'autre une plus grande quantité *d'une même émulsion* de staphylocoques.

Les résultats sont donc comparables.

Les expériences relatives à cette question sont au nombre de deux : *a)* la première avec cultures vivantes; *b)* la seconde avec cultures stérilisées.

Expérience I. Cultures vivantes.

Nous préparons une émulsion de quatre tubes de staphylocoques.

CHIEN I.	CHIEN II.
Poids 2350 grammes.	Poids 2500 grammes.
Reçoit 1/3 de l'émulsion.	Reçoit 2/3 de l'émulsion.

Les conditions d'expérimentation sont les mêmes que précédemment.

	CHIEN I.		CHIEN II.	
	PORTION A	PORTION B	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange:	5060	5600	9005	8800
	5840	5960	9440	8148
Après 3 heures :	1120	3920	2925	5475
	1190	4330	2654	5175
Après 4 heures :	310	2305	875	26200
	290	2475	790	28750

CHIEN I.	CHIEN II.
Peu malade de suite après l'injection.	Paraît très malade après l'injection.
Le jour même. Temp. soir 39°4.	Le soir même. Temp. 37°5.
Le lendemain, devient plus malade.	Le lendemain. Temp. matin 36°2.
Temp. matin 38°6.	Meurt dans la journée.
Temp. soir 36°9	
Meurt pendant la nuit.	

Il suffit de parcourir ce double tableau pour en tirer cette conclusion : la diminution du pouvoir bactéricide chez le chien I (1/3 de l'émulsion) est évidemment moins considérable que chez le chien II (2/3 de l'émulsion).

Expérience II. Cultures stérilisées.

Nous préparons une émulsion de 5 tubes de staphylocoques, stérilisée.

CHIEN I.	CHIEN II.
Poids 3500 grammes.	Poids 3700 grammes.
Reçoit 1/5 de l'émulsion.	Reçoit 4/5 de l'émulsion.

Les conditions d'expérimentation sont les mêmes que dans toutes les expériences précédentes.

	CHIEN I		CHIEN II	
	PORTION A	PORTION B	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange :	31980	25278	17820	25700
-	32776	23640	18150	28480
Après 3 heures :	2835	3840	5290	env. 100000
	1824	4228	6140	
Après 4 heures :	1208	15560	244	serrées les unes
	950	14400	232	contre les autres

CHIEN I.	CHIEN II.
Meurt d'hémorrhagie après l'expérience.	Très malade. Température le soir 40°. Trouvé mort le lendemain.

La différence des doses injectées étant plus considérable que dans l'expérience I, on peut constater que la différence dans la diminution du pouvoir bactéricide est aussi bien plus marquée.

Ainsi, *il existe un rapport entre la dose injectée et le degré de diminution du pouvoir bactéricide.*

QUATRIÈME QUESTION. *A quel moment la diminution du pouvoir bactéricide, à la suite d'injection de microbes, atteint-elle son maximum?*

Expérience I. Chien de 6 kilos. Nous employons une émulsion de quatre tubes de staphylocoques. Cette émulsion est stérilisée, afin d'éviter la formation de toxines nouvelles dans le sang par des microbes vivants.

Nous recueillons du sang : 1° avant l'injection (port. A) ; 2° cinq minutes après (port. B) ; 3° dix minutes après (port. C) ; 4° 30 minutes après (port. D).

	PORTION A	PORTION B	PORTION C	PORTION D
Immédiatement après le mélange:	5100	17478	16250	16730
	5984	16128	16820	15828
Après 3 heures :	440	8258	8260	3949
	372	8576	7968	4320
Après 4 heures :	220	8532	8520	4689
	192	8370	8045	4800

D'après cette expérience, le maximum parait atteint au bout de 5 minutes, et se maintient jusqu'à la dixième minute ; au bout de trente minutes nous constatons que la diminution n'est plus aussi considérable.

Expérience II. Chien de 6 kilos. Injection d'une émulsion stérilisée de 4 tubes de staphylocoques, comme dans l'expérience précédente.

Nous recueillons du sang : 1° Avant l'injection, portion A.
2° 2 Minutes après, portion B.
3° 10 Minutes après, portion C.
4° 30 Minutes après, portion D.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C	PORTION D
Immédiatement après le mélange:	8385	7228	7540	8528
	8830	8064	8064	8260
Après 3 heures :	1246	5625	5456	3240
	1022	5852	5600	2972
Après 4 heures :	520	8468	env. 100000	4056
	480	8125		5368

Dans cette seconde expérience, la diminution est très marquée au bout de deux minutes (port. B). Mais le maximum existe à la dixième minute (port. C). A la trentième minute la diminution est moins considérable ; elle est même moindre qu'après deux minutes.

Cette diminution du pouvoir bactéricide se produit donc avec une grande rapidité, une quasi instantanéité. Au bout de deux minutes, elle est très marquée, et si elle a son maximum de 2 à 10 minutes, c'est sans doute qu'un mélange plus intime a eu le temps de s'opérer entre les toxines et les éléments du sang.

Ce résultat doit-il nous étonner? Au contraire! Nous pouvons même dire que nous l'avions pressenti. En effet, s'il est vrai, comme nous l'avons prouvé, que la diminution du pouvoir bactéricide résulte d'une réaction des toxines sur les éléments du sérum, il est naturel qu'elle se fasse avec une grande rapidité, d'une manière presque instantanée, pour ainsi dire, à la façon d'une réaction chimique.

Au bout de 50 minutes (les deux tableaux en font foi), la diminution du pouvoir bactéricide est moins marquée qu'après 10 minutes et même qu'après 2 minutes.

Cette observation nous conduit naturellement à nous poser une question nouvelle :

CINQUIÈME QUESTION. — *Le pouvoir bactéricide aboli, se régénère-t-il facilement?*

D'après ce que nous venons de voir à la fin du chapitre précédent, nous pouvons déjà supposer que cette régénération doit se faire avec une assez grande rapidité.

Les quatre expériences suivantes confirment cette manière de voir.

Expérience I. Chien de 5 kilogrammes. Nous lui injectons une émulsion stérilisée de 5 tubes de staphylocoques. Nous prenons du sang :

1° Avant l'injection, portion A.

2° Une demi-heure après, portion B.

3° Deux heures après, portion C.

Le chien meurt après 2 1/2 heures, ce qui nous empêche de pousser l'expérience aussi loin que nous l'aurions voulu.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	4500	4511	4977
	5125	4878	5424
Après 3 heures :	920	4323	2250
	1064	4164	2375
Après 4 heures :	312	52566	6172
	258	57500	5084

D'après cette expérience, nous voyons que la diminution du pouvoir bactéricide, très considérable après 30 minutes, est beaucoup moindre après 2 heures.

Expérience II. Chien de 3400 grammes. Injection d'une émulsion stérilisée de trois tubes de staphylocoques.

Nous recueillons du sang : 1° avant l'injection (portion A).
2° 1/2 heure après (portion B).
3° six heures après (portion C).

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	10160	11650	8570
	9812	12075	8086
Après 3 heures :	560	7256	2067
	420	6875	2536
Après 4 heures :	350	40000	1250
	326		1087
	Le sang se laisse rapidement défibriné	Retard presque nul	Retard presque nul

Chien très malade. Le jour même . . Temp. soir 40°3.
Le lendemain . . . . . Temp. matin 39°2.
Temp. à midi 38°4.
Temp. soir 36°.
Meurt dans la soirée.

Dans cette expérience, nous voyons qu'après six heures le pouvoir bactéricide est déjà en bonne partie revenu.

Expérience III. Absolument analogue à la précédente. — Chien de 4 kilos. Injection d'une émulsion stérilisée de 3 tubes de staphylocoques.

Nous recueillons du sang : 1° avant l'injection (portion A).
2° une demi-heure après (portion B).
3° cinq heures après (portion C).

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	3610	9764	2092
	3344	8858	2183
Après 3 heures :	512	2450	705
	504	2204	720
Après 4 heures :	366	32850	612
	322	28175	680
	défibrination rapide	lente	rapide

On peut tirer de cette expérience absolument la même conclusion que de la précédente.

Expérience IV. Cette expérience se distingue des précédentes en ce que la quantité de poisons injectés est beaucoup plus faible.

Chien de 3300 grammes. Injection d'une émulsion stérilisée de 2 tubes de staphylocoques (cultures maigres).

Nous recueillons du sang : 1° avant l'injection (portion A).
2° une demi-heure après (portion B).
3° cinq heures et demie après (portion C).

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	790	957	537
	817	1034	522
Après 3 heures :	—	—	43
	—	—	51
Après 4 heures :	87	220	39
	70	250	31
Après 5 heures :	825	3040	—
	908	4058	—
	défibrination rapide	retard dans la défibrination	défibrination rapide

Dans cette expérience, le pouvoir bactéricide est entièrement revenu; peut-être même est-il légèrement augmenté?

Il faut noter ici que la dose de poison était faible; aussi voyons-nous que, dans la portion B, le pouvoir bactéricide n'a pas subi une diminution considérable.

De ces quatre expériences, ainsi que des précédentes, *il résulte que le pouvoir bactéricide se reproduit avec une assez grande rapidité.*

Cette régénération s'annonce déjà après 1/2 heure; au bout de cinq à six heures, le pouvoir bactéricide est en grande partie revenu.

Que peut-on légitimement conclure de là? Qu'il est probable que les substances, auxquelles le sang doit sa propriété bactéricide, sont constamment élaborées par l'organisme. Il serait intéressant de rechercher les organes auxquels ce rôle serait dévolu.

Sixième question. — *Le pouvoir bactéricide aboli, après une injection de microbes, ne l'est-il que pour l'espèce inoculée et pas pour une autre?*

Dans son mémoire sur la propriété bactéricide du sang, Nissen répond par la négative. Chez un lapin auquel il a fait préalablement une injection intra-veineuse du *Bacillus aquatilis*, Nissen a retiré du sang, qui est ensemencé simultanément avec le même bacille et le vibrion du choléra. Ce dernier est détruit comme par un sang normal; pour le *Bacillus aquatilis*, au contraire, le pouvoir bactéricide a diminué. Inversement, si l'on injectait le vibrion du choléra dans les veines, le sang détruisait beaucoup moins celui-ci que le *Bacillus aquatilis*.

Voilà certes un résultat dont nous avons le droit de nous étonner. Nous comprenons difficilement, en effet, que les substances bactéricides du sang, une fois annihilées, neutralisées par les toxines d'une espèce microbienne, ne perdent leur action que pour cette espèce-là.

Pourquoi retrouveraient-elles tout-à-coup leur puissance, dès qu'elles agissent sur une autre espèce? *A priori*, les résultats obtenus par Nissen, nous paraissaient sujets à caution. Nous avons donc tenu à refaire cette expérience. Nous avons mis en regard du staphylocoque pyogène un autre microbe dont l'importance pathogène a été récemment mise en lumière, le *Bacillus lactis aerogenes* (1).

Première expérience. Chien de 5 kilos. Nous prenons du sang avant l'injection, portion A. Nous injectons une émulsion *stérilisée* de 4 tubes de staphylocoques. Nous recueillons du sang une demi-heure après, portion B. Chacune des deux portions est divisée en 2 parties égales, lesquelles sont ensemencées séparément : l'une avec 2 anses d'une émulsion de staphylocoques, l'autre avec 2 anses d'une émulsion de bacilles aérogènes.

Deuxième expérience. C'est l'expérience contraire. Nous injectons une émulsion *stérilisée* de 4 tubes de bacilles aérogènes. Nous ensemençons avec des staphylocoques et des bacilles aérogènes les diverses portions de sang recueillies.

(1) A. Morelle : *Étude bactériologique sur les cystites*; La Cellule, t VII, 1891.
J Denys : *Étude sur les infections urinaires*; Bulletin de l'acad. de méd de Belg , 1892

Première expérience. Injection de staphylocoques.

	SANG ENSEMENCÉ AVEC LE *staphylocoque*		SANG ENSEMENCÉ AVEC L'*aérogène*	
	PORTION A	PORTION B	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange:	10687 9800	1440 1470	23392 25920	22680 24640
Après 3 heures :	3475 3278	874 806	4500 4680	104300 108800
Après 4 heures :	1152 1260	4400 5220	26864 24060	serrées les unes contre les autres *sang lackfarbe*

Chien très malade; finit par se rétablir.

Deuxième expérience. Injection de bacilles aérogènes.

	SANG ENSEMENCÉ AVEC LE *staphylocoque*		SANG ENSEMENCÉ AVEC L'*aérogène*	
	PORTION A	PORTION B	PORTION A	PORTION B
Immédiatement après le mélange:	6208 6080	5510 5610	21978 20150	34874 32170
Après 3 heures :	1580 2050	13444 12820	4520 5150	env. 120000
Après 4 heures :	278 250	57890 52900	2168 2450	serrées les unes contre les autres *sang lackfarbe*

Chien beaucoup plus infecté que le premier. Mort dans les convulsions quelques heures après l'expérience.

Comme on le voit, nos résultats sont en contradiction avec ceux de NISSEN : après l'injection des staphylocoques, le pouvoir bactéricide est diminué pour le bacille aérogène. D'autre part, après l'injection des bacilles aérogènes, le pouvoir bactéricide est diminué pour le staphylocoque.

Les résultats sont tellement conformes à la logique, que nous n'hésitons pas à croire qu'ils se confirmeraient pour d'autres microbes, et à conclure que, en général, *le pouvoir bactéricide aboli pour une espèce microbienne doit l'être aussi pour d'autres espèces.*

Remarque. Comme on a pu le constater, nous avons souvent tenu note, à partir de la quatrième et cinquième expérience, de la façon plus ou moins rapide dont le sang se défibrinait. C'est que, en effet, nous avions remarqué, dès les premières expériences, que le sang recueilli après les injections de microbes se défibrinait moins rapidement que le sang normal. Notre attention s'est dès lors portée sur ce point. Nous pouvons affirmer qu'en général le sang, dont le pouvoir bactéricide était diminué, se défibrinait plus lentement que le sang où ce pouvoir existait dans son intégrité. Nous nous bornons à attirer l'attention sur ce fait, déjà signalé par Nissen, sans vouloir en tirer des conclusions.

DEUXIÈME PARTIE

Des expériences que nous avons faites jusqu'à présent, il eût été téméraire de tirer une conclusion quelconque par rapport à l'influence de l'infection microbienne sur le pouvoir bactéricide du sang dans les maladies. Il était nécessaire pour cela de mettre les animaux en expérience dans les mêmes conditions que l'organisme malade, c'est-à-dire de produire chez eux des infections primitivement locales, qui se généraliseraient ensuite, et d'éprouver l'état bactéricide de leur sang à différents stades de l'infection, surtout au moment où celle-ci devient grave en se généralisant.

Nos expériences ont porté sur 11 chiens :

8 ont reçu des staphylocoques, dont { 2 dans la plèvre. 6 dans le tissu sous-cutané.

3 ont été soumis à des infections par l'aérogène { 2 dans la plèvre. 1 dans le tissu cellulaire sous-cutané.

Bien que nos précautions antiseptiques eussent été apparemment bien prises, les 6 chiens, auxquels nous avons injecté des staphylocoques dans le tissu cellulaire, ont été infectés par le bacille de l'œdème malin, et 5 ont succombé à cette dernière infection ou du moins à une infection mixte.

Les autres chiens n'ont pas présenté de complication dans l'infection à laquelle nous les avons soumis.

Parmi ces chiens, plusieurs n'ont pu nous être utiles, les stades intéressants de leur infection s'étant présentés pendant nos absences du laboratoire.

Nous examinerons successivement 3 chiens ayant succombé à l'œdème malin ou à l'infection mixte; 2 chiens ayant subi l'infection de l'aérogène et les 2 chiens qui ont reçu des staphylocoques dans la plèvre.

Infection mixte.

CHIEN I. 4000 grammes.

Injection sous la peau à 7 heures du soir { flanc droit : 2 tubes staphyl. + bile. / flanc gauche : 1 tube staphylocoq.

17 *juin.* A 6 heures du soir, nous prenons du sang normal (portion A).

18 *juin.* Matin. Chien abattu, tremblant. Tempér. 40°.

Soir. Tempér. 40°4. Nouvelle prise de sang (portion B).

19 *juin.* Matin. Température 39°8.

A midi. Le chien ne parvient plus à se tenir sur ses pattes. Température 37°. Troisième prise de sang (portion C).

A 1 heure. Le chien succombe.

AUTOPSIE. Crépitation gazeuse et empâtement au niveau des injections sous-cutanées. Après incision de la peau, nous constatons la gangrène du tissu cellulaire avec odeur fétide. Il y a un œdème considérable. La sérosité renferme de nombreux bacilles, que la culture nous fait reconnaître comme étant ceux de l'œdème malin.

A chacune des 3 portions de sang, nous ajoutons 2 anses d'une émulsion de staphylocoques.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	16882	22280	21250
	14750	21050	19218
Après 3 heures :	1827	2150	15379
	1708	1920	17720
Après 4 heures :	689	819	innombrables
	622	976	

Le sang de la portion B, pris au moment où l'infection ne paraissait pas grave, a conservé son pouvoir bactéricide.

Au contraire, le sang de la portion C, recueilli dans les derniers moments de la vie, alors que l'infection était à son maximum, a perdu tout pouvoir bactéricide.

CHIEN II. 6000 grammes.

19 *juin.* A 2 heures nous prenons du sang normal (portion A), puis nous injectons dans le tissu cellulaire sous-cutané :

1° flanc droit : émulsion de 1 tube staphylocoques dans { 5 cc. d'eau stérilisée. / 5 cc. de bile.

2° flanc gauche : émulsion de 2 tubes staphyloc. dans { 5 cc. d'eau. / 5 cc. de bile.

Soir. Température 38°2.

20 *juin* Température : 8 heures du matin, 38°4.
11 heures du matin, 36°.
A 11 heures nous prenons du sang des carotides (port. B). Il ne s'écoule plus qu'en bavant. Le chien meurt 5 minutes après.

AUTOPSIE. Mêmes lésions que le chien I.

	PORTION A	PORTION B	
Immédiatement après le mélange :	10980 10668	27456 24964	Le sang de la port. B recueilli quelques minutes avant la mort, alors que l'infection était à son degré le plus intense, n'est absolument plus bactéricide.
Après 3 heures :	2376 2464	52752 57400	
Après 4 heures :	900 840	innombrables	

CHIEN III. 5000 grammes.

20 *juin*. Nous prenons du sang avant l'injection (port. A).
A trois heures nous injectons dans le tissu cellulaire :
1° flanc gauche : une émulsion de 1 tube de staphylocoques, sans bile.
2° flanc droit : une émulsion de 2 tubes de staphylocoques, sans bile.
Le chien ne paraît pas très malade.
Le soir, la température est à 39°.

21 *juin*. Matin. Température à 9 heures, 38°8.
Réaction locale peu intense. Un peu d'empâtement.
A 10 heures, nous recueillons du sang (portion B).
Puis nous injectons à nouveau, de chaque côté du thorax, une émulsion de 2 tubes de staphylocoques, sans bile.
Soir. Température à 4 heures, 39°9.

22 *juin*. Matin. Température à 10 heures, 35°6.
L'animal est extrêmement abattu.
Nous prenons immédiatement du sang (portion C).
Le chien meurt à 2 heures de l'après-midi.

AUTOPSIE. Œdème malin comme pour les chiens 1 et 2.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	9820 9230	16850 17720	13152 12423
Après 3 heures :	1467 1020	11445 10220	10600 9324
Après 4 heures :	410 375	2688 2835	32923 29872

Le sang de la portion B, recueilli quand l'infection ne paraissait pas considérable, a déjà perdu quelque chose de son pouvoir bactéricide.

Le sang de la portion C, recueilli au moment où l'infection était grave, n'est pour ainsi dire plus bactéricide.

Nous croyons utile de mettre ici en regard les unes des autres, afin de les comparer au point de vue de la diminution du pouvoir bactéricide, les dernières portions de sang recueillies, chez les 3 chiens qui ont succombé à l'œdème.

	CHIEN III	CHIEN I	CHIEN II
Au moment du mélange :	13152 12423	21250 19218	27456 24964
Après 3 heures :	10600 9324	15379 17720	52752 57400
Après 4 heures :	32923 29872	innombrables à l'œil nu	innombrables
	sang recueilli 4 *heures* avant la mort	sang recueilli 1 *heure* avant la mort	sang recueilli 5 *minutes* avant la mort

Encore une fois, chez les trois animaux en expérience, le pouvoir bactéricide était fortement atteint au moment où l'infection devenait grave.

D'après ce dernier tableau, il semble même exister un rapport direct entre le degré de la diminution de ce pouvoir et le degré de gravité de l'infection générale elle-même. Plus on se rapproche du moment de la mort, plus donc l'infection s'aggrave, plus aussi est complète l'abolition de l'état bactéricide du sang.

Infection par l'aérogène.

CHIEN I. 2000 grammes.

24 *juin*. Nous prenons du sang normal (port. A).

A midi, nous injectons dans le tissu cellulaire sous-cutané une émulsion de 1 tube de bacilles aérogènes, en 4 endroits.

Le chien paraît d'abord peu malade.

De 4 à 6 heures, l'animal se plaint beaucoup, il est très agité.

Température, à 4 heures, soir, 40°.

» 5 » » 39°8. Nous prenons du sang (portion B).

» 7 » » 38°4.

25 *juin*. Nous trouvons le chien mort. En faisant des cultures avec la sérosité du tissu cellulaire, nous constatons que l'infection a été produite par l'aérogène seul.

A chaque portion de sang, nous ajoutons deux anses d'une émulsion de bacilles aérogènes.

	PORTION A	PORTION B	
Immédiatement après le mélange :	20150 18976	10790 11356	Il y a diminution manifeste du pouvoir bactéricide de sang.
Après 3 heures :	5827 6314	4200 5125	
Après 4 heures :	3276 3028	64000 60527	
		le sang ne renferme pas de microbes	

CHIEN II. 2700 grammes.

24 *juin*. A 11 heures, nous prenons du sang normal (portion A).

Nous injectons ensuite dans la plèvre droite une émulsion de 1 tube de bacilles aérogènes. Le chien paraît immédiatement très malade.

Température à midi, 36°8.

Température à 1 heure, 35°9. Nous prenons du sang (portion B).

A 4 heures, le chien est mourant. Nous voulons recueillir du sang, l'artère ne donne plus; nous prenons du sang dans le cœur (portion C).

AUTOPSIE. Dans la plèvre, un peu d'exsudat renfermant beaucoup de bacilles aérogènes. La séreuse est congestionnée ainsi que le poumon.

Nous ajoutons à chaque portion de sang une anse d'une émulsion de bacilles aérogènes.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	12128 10750	9080 10175	25566 24827
Après 3 heures :	3927 3650	24200 28150	env. 100000
Après 4 heures :	1950 2038	env. 125000	sang *lackfarbe*, microbes extrêmement nombreux
		quelques microbes dans le sang	beaucoup de microbes dans le sang

Les sangs B et C paraissent avoir perdu toute propriété bactéricide.

Comme nous l'avons fait pour l'œdème malin, nous rassemblons ici les 3 tableaux qui représentent la diminution du pouvoir bactéricide dans les infections produites par l'aérogène.

	CHIEN I PORTION B	CHIEN II PORTION B	CHIEN II PORTION C
	chien peu abattu, 40°	chien très abattu	chien mourant
Immédiatement après le mélange :	10790 11356	9080 10175	25566 24827
Après 3 heures :	4200 5125	24200 28150	env. 100000
Après 4 heures :	64000 60527	env. 125000	serrés sang *lackfarbe*
	pas de microbes dans le sang	*peu* de microbes dans le sang	*beaucoup* de microbes dans le sang

Nous constatons, dans les 3 portions de sang, la diminution du pouvoir bactéricide, mais pas au même titre. Plus l'infection est grave et profonde, plus cette diminution est éclatante. Nous pouvons constater d'autre part que là, où l'infection n'est pas considérable, nous ne trouvons pas de microbes dans le sang; qu'ils commencent à apparaître au moment où l'infection se généralise, pour s'y trouver en grand nombre quand elle arrive à son maximum, et que la puissance bactéricide est annihilée.

Infection par les staphylocoques dans la plèvre.

CHIEN I. 4500 grammes.

25 *juin.* Nous prenons du sang normal (portion A).

A midi, nous injectons dans la plèvre droite une émulsion de 6 tubes de staphylocoques pyogènes.

Température, à 1 heure, 39°1.
» 2 » 38°6.
» 4 » 38°2. Le chien n'est pas très malade.
» 5 » 37°9. Nous prenons du sang (portion B).

Vers 8 heures, l'animal devient très abattu.

A 11 heures, température, 36°8. Il est évident que le chien ne passera pas la nuit. Nous prenons du sang (portion C) et nous faisons l'autopsie.

AUTOPSIE. La cavité pleurale présente un exsudat hémorrhagique ne renfermant que des staphylocoques. Plèvre congestionnée avec ecchymoses. Le poumon aussi est congestionné.

Nous ajoutons aux trois portions de sang deux anses d'une émulsion de staphylocoques :

PORTION A	PORTION B	PORTION C
2952	5952	12810
2736	6183	13130
360	3690	5080
424	3157	4970
135	2272	10526
150	2086	10404
	quelques microbes dans le sang (2 anses)	beaucoup de microbes dans le sang

Dans la portion B, le pouvoir bactéricide est déjà bien affaibli, et les microbes commencent à apparaître dans le sang.

Dans la portion C, le pouvoir bactéricide est plus diminué encore, et il y a déjà beaucoup plus de microbes dans le sang.

Nous ne doutons pas que nous aurions constaté une abolition complète du pouvoir bactéricide, si nous avions pu attendre que le chien mourût naturellement.

CHIEN II. 6 kilos.

25 *juin*. Pris du sang normal (portion A).
Injecté à midi l'émulsion de 1 tube de staphylocoques dans la plèvre.
Température, le soir à 6 heures, 40°5 (prise de sang, portion B).

26 *juin*. Le chien ne paraît guère malade; 39°8, le matin.
39°3, le soir.

27 *juin*. A 9 heures du matin, température, 40°8.
Le chien donne des signes de malaise et commence à devenir assez malade. Nous recueillons du sang (portion C).

Nous ajoutons à ces 3 portions 2 anses d'une émulsion de staphylocoques.

	PORTION A	PORTION B	PORTION C
Immédiatement après le mélange :	6580	2520	3760
	5976	2876	3175
Après 3 heures :	1080	550	449
	1119	587	467
Après 4 heures :	322	201	196
	308	228	116
		pas de microbes dans le sang	quelques microbes dans le sang

Une chose remarquable se présente ici. Le sang de la portion C est tout aussi bactéricide que le sang normal, et cependant il renferme quelques microbes. Y a-t-il contradiction pour cela entre cette observation et les précédentes, où cette apparition des microbes dans le sang paraissait coïncider avec une diminution notable de la propriété bactéricide? Nous ne le croyons pas.

Comme nous l'avons noté, le sang de la portion a été recueilli juste au moment où le chien semblait devenir plus malade, au moment sans doute où l'infection, jusqu'alors locale, semblait vouloir se généraliser. Peut-être les microbes venaient-ils de pénétrer dans le sang, et n'avaient-ils pas encore eu le temps de subir toute son action bactéricide.

CONCLUSIONS.

Des expériences renfermées dans cette seconde partie, nous pouvons conclure :

1° Nous avons produit avec le bacille de l'œdème malin, le bacille aérogène et le staphylocoque pyogène des infections locales qui sont devenues rapidement générales. Et nous avons constaté qu'alors le pouvoir bactéricide du sang est aboli ou diminué, tout comme par l'injection de cultures dans le sang lui-même. *Nous sommes porté à croire qu'il doit en être de même dans beaucoup d'infections générales, résultant d'infections primitivement locales.*

2° *Le degré de cette diminution paraît être en rapport direct avec l'intensité de l'infection.*

3° *En général, l'apparition des microbes vivants dans le sang paraît coïncider avec une diminution au moins notable du pouvoir bactéricide.*

Dans toutes les expériences signalées plus haut, nous avons produit des infections extrêmement graves et rapidement mortelles.

Aurions-nous les mêmes résultats dans les infections légères, telles que les abcès. Certes, il eut été intéressant de produire chez les chiens de ces infections légères, afin de comparer les résultats avec ceux acquis plus haut. Le temps nous a fait défaut. Mais nous avons eu l'occasion d'étudier à ce point de vue deux cas d'abcès aigus (à staphylocoques purs) survenus chez l'homme.

1er *Cas*. Femme de 50 ans, ayant subi l'amputation du sein, présente, le 5me jour après l'opération, un vaste abcès dans la région opérée. La fluctuation existe. La fièvre est considérable. La veille du jour où nous

recueillons du sang, le thermomètre accusait le soir 40°2 ; le matin de ce jour 39°2. En même temps que le sang de cette femme, nous recueillons le sang d'un individu absolument sain (port. A), afin de servir de point de comparaison (voir les tableaux suivants).

2me *Cas.* Femme de 30 ans, qui allaite, est atteinte depuis 8 jours d'un vaste abcès du sein. Le matin du jour où nous prenons du sang, la température est de 39°3 ; la veille au soir de 39°9.

Ici encore, nous prenons du sang d'un individu sain pour servir de point de comparaison.

1er *Cas.* Nous ajoutons aux deux sangs 2 anses d'une émulsion de staphylocoques.

	SANG DE L'HOMME SAIN	SANG DE LA FEMME ATTEINTE D'UN ABCÈS
Immédiatement après le mélange :	10716	8520
	10822	9100
Après 3 heures :	4200	1240
-	4875	1240
Après 4 heures :	2208	160
	2080	219

Le pouvoir bactéricide est notablement augmenté.

2me *Cas.* Nous ajoutons aux deux sangs 2 anses d'une émulsion de staphylocoques.

	SANG DE L'HOMME SAIN	SANG DE LA FEMME ATTEINTE D'UN ABCÈS
Immédiatement après le mélange :	4532	5126
	5060	4662
Après 3 heures :	2354	1052
	2100	786
Après 4 heures :	1800	470
	1650	412

Le pouvoir bactéricide est notablement augmenté.

Il résulte de ces deux observations que, dans les infections légères, le pouvoir bactéricide du sang serait augmenté, du moins vis-à-vis de l'espèce microbienne qui a produit l'infection. Il faudrait évidemment des observations plus nombreuses pour pouvoir tirer des conclusions définitives.

Quoi qu'il en soit, y aurait-il contradiction entre ce résultat et ceux obtenus pour les infections graves? Absolument pas. On peut très bien admettre que dans les infections dont l'organisme reste victorieux, il y ait un accroissement du pouvoir bactéricide, tandis que dans celles où il succombe, il y a diminution ou disparition. Du reste, ne voyons-nous pas les substances solubles sécrétées par les microbes conférer l'immunité quand elles sont injectées en quantité déterminée, et produire au contraire des infections graves lorsqu'on va d'emblée aux hautes doses?

Il suffirait, pour expliquer le résultat qui nous occupe, d'admettre une réaction spéciale de l'organisme, en vertu de laquelle il élaborerait en plus grande quantité les substances qui confèrent au sang sa propriété bactéricide.

Ne faut-il pas du reste invoquer une réaction semblable, pour expliquer que le sérum des animaux vaccinés est plus bactéricide que le sérum de ceux de même espèce qui ne le sont pas ?

RÉFLEXIONS.

De l'étude que nous avons faite dans les auteurs, aussi bien que de nos expériences personnelles, résulte pour nous cette conviction que le pouvoir bactéricide du sang doit jouer un rôle important dans la défense de l'organisme contre les microbes.

Qu'il nous soit permis d'énoncer à ce sujet les réflexions qu'ont fait naître en nous les résultats obtenus dans nos recherches.

Nous croyons que le pouvoir bactéricide des humeurs joue surtout un grand rôle dans la généralisation ou la non-généralisation des infections locales, ainsi que dans les infections secondaires qui surviennent à la fin des maladies graves. Une infection locale existe à un endroit quelconque de l'organisme. Aussi longtemps que le pouvoir bactéricide existe, les microbes qui pénètrent dans le sang y trouvent une arme dirigée contre eux. Si le sang ne les tue pas tous, au moins en détruit-il un grand nombre.

Que ce pouvoir vienne à disparaître, les microbes envahissent le sang et y pullulent rapidement; et voilà l'infection générale établie.

Comment disparaîtrait dans l'organisme ce pouvoir bactéricide? Il nous semble que cela doit arriver surtout dans deux conditions. Il peut se faire qu'à un moment donné une quantité considérable de microbes et de toxines pénètrent à la fois dans le sang; la propriété bactéricide serait épuisée d'un coup et plus rien ne s'opposerait à la pullulation des microbes

dans le sang et dans les organes. Cette façon de voir expliquerait peut-être le développement de l'infection purulente, cette affection redoutable qui a presque entièrement disparu aujourd'hui.

Un autre procédé d'abolition du pouvoir bactéricide du sang consisterait dans une déchéance des éléments cellulaires dans les organes qui ont pour but d'élaborer les substances qui donnent aux humeurs leur propriété microbicide. Ils ne pourraient plus suffire à leur rôle. Dès lors, cette propriété s'épuiserait peu à peu.

Ce mécanisme d'abolition joue peut-être un rôle dans les infections secondaires (à staphylocoques surtout) qui surviennent parfois à la fin des maladies infectieuses, telles que fièvres typhoïdes graves, pneumonies graves, etc. Il n'est pas impossible, en effet, que l'apparition de ces infections secondaires ne coïncide avec une diminution ou une abolition du pouvoir bactéricide du sang.

Ce serait un sujet d'études intéressantes à poursuivre.

Nous tenons à remercier Monsieur le professeur Denys pour le sujet qu'il nous a proposé d'étudier, et pour les conseils dont il nous a aidé.

DE L'ORIGINE

DU

NERF OCULO-MOTEUR COMMUN

PAR

A. VAN GEHUCHTEN
PROFESSEUR D'ANATOMIE A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN.

(*Mémoire déposé le* 15 *octobre* 1892.)

DE L'ORIGINE DU NERF OCULO-MOTEUR COMMUN.

Nous savons, depuis les recherches de STILLING (1846), que le nerf oculo-moteur commun a son *origine réelle* dans une masse de substance grise située dans le cerveau moyen, de chaque côté de la ligne médiane, au niveau des éminences antérieures des tubercules quadrijumeaux, entre l'aqueduc de SYLVIUS et le faisceau longitudinal postérieur. Des cellules nerveuses qui constituent cette masse grise partent les fibres périphériques. Celles-ci, réunies en plusieurs groupes, traversent le faisceau longitudinal postérieur, la région de la calotte avec le noyau rouge de STILLING, une partie de la substance noire de SOEMMERING, et sortent de l'axe cérébro-spinal par la face interne du pédoncule cérébral, dans un sillon qui sépare ce pédoncule de la substance perforée postérieure ou substance interpédonculaire. C'est là que le nerf de la troisième paire trouve son *origine apparente.* Telle est la description donnée dans la plupart des traités classiques.

Un point, encore soumis à discussion, est celui de savoir si les fibres nerveuses radiculaires se rendent directement de leur origine réelle vers leur origine apparente, ou bien si ces fibres présentent, dans ce trajet, soit une décussation totale, soit une décussation partielle.

« L'idée d'une décussation, d'une sorte de chiasma entre le nerf du côté droit et celui du côté gauche, est fort ancienne, dit MATHIAS DUVAL dans ses recherches sur l'origine réelle des nerfs craniens(1); tour à tour admise et niée, d'après des vues théoriques, et d'après de simples dissections sur des pièces macérées, cette hypothèse ne pouvait être ramenée à sa juste valeur que par l'étude des fines coupes microscopiques; et sa véritable interprétation ne pouvait être donnée que par les expériences de vivisections. »

Comme conclusion de ses recherches sur l'origine réelle du nerf de la troisième paire, MATHIAS DUVAL admet que chez les oiseaux et chez l'homme

(1) MATHIAS DUVAL, *Recherches sur l'origine réelle des nerfs craniens*; Journal de l'anatomie e de la physiologie, p. 296, 1880.

« les racines du moteur oculaire commun ne présentent aucune décussation (1) ». « Ces racines renferment cependant des fibres entrecroisées; mais ces fibres, qui forment les fascicules radiculaires les plus internes, très grêles, ne proviennent pas du noyau moteur oculaire commun; elles viennent, par la *bandelette longitudinale postérieure*, du noyau moteur oculaire externe du côté opposé, c'est-à-dire d'une région très éloignée de l'espace interpédonculaire et de l'aqueduc de SYLVIUS (2) ». D'après MATHIAS DUVAL, ces fibres entrecroisées vont innerver le droit interne d'un globe oculaire pour l'associer au mouvement produit par le droit externe dans le globe oculaire du côté opposé (3).

Dans ses études sur l'innervation des mouvements associés des globes oculaires faites en collaboration avec LABORDE (4), MATHIAS DUVAL arrive à la même conclusion, tant par des expériences physiologiques que par des observations anatomiques.

TESTUT accepte la manière de voir de DUVAL et LABORDE. Il l'illustre par des figures schématiques dans son *Traité d'Anatomie humaine* (5). Dans les figures 829 et 833, les fibres, venant du noyau d'origine du nerf de la troisième paire, se rendent *directement* dans le nerf périphérique du même côté; du noyau de la sixième paire, on voit partir de chaque côté de la ligne médiane un faisceau de fibres nerveuses qui prend part à la constitution du faisceau longitudinal postérieur. Un peu en dessous du noyau d'origine de l'oculo-moteur commun, les deux faisceaux s'entrecroisent sur la ligne médiane, pénètrent dans les nerfs périphériques de la troisième paire et vont innerver le muscle droit interne.

GUDDEN a montré le premier, anatomiquement et expérimentalement, qu'il existe, chez le lapin, un entrecroisement partiel des fibres radiculaires. Chez cet animal, le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun se compose de deux parties principales : une masse ventrale en rapport avec le nerf du même côté, et une masse dorsale dont les fibres se rendent dans le nerf du côté opposé, après entrecroisement dans le raphé.

OBERSTEINER accepte, d'une manière générale, une double origine pour tout nerf moteur périphérique. « Für alle motorische Nervenwurzeln lässt

(1) MATHIAS DUVAL, Loc. cit., pp 286 et 289.

(2) *Ibid.*, p. 299.

(3) *Ibid.*, p. 302.

(4) MATH. DUVAL et LABORDE, *De l'innervation des mouvements associés des globes oculaires*; Journal de l'anatomie, pp. 56-89, 1880.

(5) TESTUT, *Traité d'anatomie humaine*, t. II, pp. 600 et 601, 1891.

sich nun weiter sagen dass ein Theil der Wurzelfasern in Zellen derselben Körperhälfte, ein anderer Theil aber an der entgegengesetzten Seite ende. Es geht demnach immer ein Theil der Wurzelfasern eine Kreuzung ein, und zwar ist der gekreuzte Antheil relativ um so ausgiebiger, je weniger die zu versorgenden Muskeln unabhängig von denen der anderen Seite einseitig zu functioniren pflegen (1) ».

L'oculo-moteur commun, dit-il plus loin (2), doit donc avoir une origine partiellement croisée. On pourrait supposer que le nerf pathétique, dont les fibres s'entrecroisent dans la valvule de VIEUSSENS, représente cette partie croisée ; mais l'oculo-moteur commun et le pathétique innervent des muscles différents. Nous devons donc accepter l'entrecroisement partiel, découvert par GUDDEN chez le lapin, comme existant très probablement aussi chez l'homme.

EDINGER (3) accepte aussi, pour le nerf de la troisième paire chez l'homme, l'entrecroisement partiel décrit par GUDDEN. Il distingue, dans la masse de substance grise qui, de chaque côté de la ligne médiane, donne origine à ce nerf, un *noyau antérieur* à petites cellules, et un *noyau postérieur* beaucoup plus volumineux dont les cellules se rangent assez distinctement en trois groupes : une partie dorsale, une partie ventrale et une partie médiane. Entre ces deux noyaux existe un petit groupe de cellules nerveuses découvert par EDINGER chez le fœtus et retrouvé par WESTPHAL dans le cerveau moyen de l'adulte. On le désigne communément sous le nom de noyau d'EDINGER-WESTPHAL. On ignore encore si ce noyau se trouve en relation avec le nerf périphérique. D'après EDINGER, les fibres entrecroisées que l'on trouve dans le nerf périphérique proviennent uniquement de la partie dorsale du noyau postérieur du côté opposé. Il suppose qu'elles se rendent dans le muscle droit interne en même temps que les fibres directes qui proviennent de la partie médiane du même noyau.

D'après les recherches de PERLIA (4), la masse grise, que l'on désigne communément sous le nom de *noyau d'origine* du nerf oculo-moteur commun, comprend un grand nombre de groupes de cellules nerveuses très distincts chez le nouveau-né. Ainsi que le montre la figure schématique

(1) OBERSTEINER, *Anleitung beim Studium des Baues der nervosen Centralorgane*; Zweite Auflage, p. 214, 1892.

(2) *Ibid.*, p. 365.

(3) EDINGER, *Zwolf Vorlesungen über den Bau der nervosen Centralorgane* ; Dritte Auflage, pp. 98 et 99, Leipzig, 1892.

(4) PERLIA, *Die Anatomie des Oculomotoriuscentrums beim Menschen*; Archiv f Ophthalmologie, Bd. 35, Abth. IV, pp. 287-308, 1889

que nous avons reproduite, FIG. 1, PERLIA distingue un groupe antérieur et un groupe postérieur. Le groupe postérieur est le principal. Il comprend un noyau central situé sur la ligne médiane, et de chaque côté, derrière le noyau d'EDINGER-WESTPHAL, quatre noyaux, deux antérieurs et deux postérieurs, dont l'un est ventral et l'autre dorsal. Le groupe antérieur, beaucoup plus petit, comprend de chaque côté un noyau médian et un noyau latéral ou noyau de DARKSCHEWITSCH.

Les fibres radiculaires présentent, d'après PERLIA, un entrecroisement partiel; les fibres *directes* proviennent des différents groupes de cellules nerveuses à l'exception du noyau médian antérieur et du noyau d'EDINGER-WESTPHAL. Les fibres *entrecroisées* viennent exclusivement du noyau dorsal postérieur.

PERLIA a retrouvé cet entrecroisement partiel chez tous les mammifères étudiés par lui à cet effet (veau, porc, mouton, souris), ainsi que chez les oiseaux (poulet) et la grenouille. Après entrecroisement, les fibres forment partout la partie la plus interne du nerf périphérique.

KÖLLIKER(1) a étudié tout récemment l'origine du nerf oculo-moteur commun chez des embryons humains, à l'aide de la méthode de WEIGERT et de PAL; il est arrivé aux conclusions suivantes :

1° L'existence, dans le nerf de la troisième paire, de fibres entrecroisées provenant du noyau d'origine de l'oculo-moteur externe par l'intermédiaire du faisceau longitudinal postérieur, décrite par MATH. DUVAL et LABORDE, n'est pas confirmée;

2° Chez l'embryon humain de huit mois, il existe un entrecroisement partiel des fibres radiculaires de l'oculo-moteur commun, comme l'admettaient GUDDEN et PERLIA. Cet entrecroisement partiel n'intéresse que les fibres les plus distales et les plus externes; les fibres proximales et internes sont toutes des fibres directes. Il ne saurait décider si les fibres entrecroisées proviennent exclusivement de la partie dorsale, ou bien si elles viennent aussi en partie de la portion ventrale du noyau.

Cet entrecroisement partiel se retrouve chez l'adulte;

3° Les fibres entrecroisées décrivent un trajet spécial. En passant la ligne médiane, elles se recourbent sur elles-mêmes en forme de S plus ou moins accentuée. Elles présentent d'abord une convexité ventrale, puis une convexité dorsale en se recourbant pour aller former les fibres les plus exter-

(1) KÖLLIKER, *Ueber den Ursprung des Oculomotorius beim Menschen*; Sitzungsber. d. Würzb phys. med. Gesellschaft, 30. Juli 1892.

nes du nerf périphérique. PERLIA ne signale pas cette disposition. Il représente dans ses figures des fibres entrecroisées allant en droite ligne du noyau d'origine d'un côté dans le nerf du côté opposé. D'après PERLIA, les fibres entrecroisées vont constituer la partie interne du nerf. D'après les observations de KÖLLIKER, au contraire, les fibres internes ne sont jamais des fibres croisées;

4° Le noyau antérieur latéral de PERLIA, ou noyau supérieur de DARKSCHEWITSCH, n'appartient pas à l'oculo-moteur commun, mais à la commissure postérieure. KÖLLIKER le désigne sous le nom de *noyau profond de la commissure postérieure*. Dans ce noyau se termineraient les fibres du faisceau longitudinal postérieur. Les fibres de la partie profonde de la commissure postérieure y trouveraient leur origine.

De ce court aperçu des principaux travaux publiés dans ces dix dernières années sur l'origine du nerf oculo-moteur commun, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° L'existence, dans le nerf périphérique de la troisième paire, de fibres entrecroisées provenant du noyau d'origine du nerf oculo-moteur externe est douteuse. Ces fibres, signalées par DUVAL et LABORDE, n'ont pas été retrouvées jusqu'ici;

2° Les fibres radiculaires du nerf oculo-moteur commun présentent, chez l'homme, un entrecroisement partiel (PERLIA, EDINGER et KÖLLIKER), contrairement à la manière de voir de DUVAL et LABORDE. Cet entrecroisement partiel existe aussi chez d'autres mammifères (GUDDEN et PERLIA), ainsi que chez le poulet et la grenouille (PERLIA);

3° Pour GUDDEN, EDINGER et OBERSTEINER les fibres entrecroisées proviennent de la partie dorsale du noyau postérieur. PERLIA leur donne comme origine son *noyau dorsal postérieur*. Quant à KÖLLIKER, il n'a pu établir si ces fibres proviennent exclusivement de la partie dorsale du noyau, ou bien si la partie ventrale y intervient partiellement;

4° D'après les figures données par PERLIA, l'entrecroisement est simple; les fibres vont en droite ligne du noyau d'origine dans le nerf périphérique. KÖLLIKER, au contraire, décrit une disposition caractéristique : en passant la ligne médiane les fibres présentent des inflexions en S;

5° Enfin, tandis que PERLIA accepte que les fibres entrecroisées vont constituer la partie médiane ou interne du nerf, KÖLLIKER a observé que les fibres internes du nerf périphérique ne s'entrecroisent jamais et proviennent directement du noyau du même côté. Dans ses préparations, les fibres entrecroisées vont constituer la partie externe du nerf.

Toutes ces observations ont été faites sur des matériaux durcis par le liquide de Müller, et dont les coupes ont été étudiées, soit comme telles, soit après coloration par le carmin ou par l'hématoxyline, d'après le procédé de Weigert ou de Pal.

Ces méthodes, excellentes pour nous renseigner sur la direction des différents faisceaux de fibres nerveuses, deviennent insuffisantes dès qu'il s'agit de résoudre le problème plus délicat de la relation intime qui existe entre les fibres nerveuses et les cellules d'origine. Dans l'état actuel de nos connaissances, et pour l'objet particulier qui nous occupe, la méthode de Golgi est la seule qui puisse être employée avec succès.

Nous avons appliqué la méthode rapide de Golgi à l'étude de la structure interne des parties supérieures de l'axe cérébro-spinal chez des embryons de canard et de poulet, et nous avons obtenu, pour l'origine du nerf oculo-moteur commun en particulier, des résultats qui nous permettent de résoudre quelques-uns des points encore soumis à la discussion. Nos préparations les plus démonstratives proviennent d'un embryon de canard au quatorzième jour d'incubation.

Nous avons reproduit dans la fig. 2 une coupe transversale du cerveau moyen de canard, passant par le noyau d'origine du nerf de la troisième paire. Comme cette figure le montre, ce noyau est placé de chaque côté de la ligne médiane, entre le faisceau longitudinal postérieur, *fp*, situé en avant et en dehors, et le plancher de l'aqueduc de Sylvius, *aS*, tapissé par l'épithélium épendymaire, *ep*. On peut distinguer sur cette coupe deux parties assez bien distinctes dans le noyau d'origine : une partie ventrale située tout près de la ligne médiane, et une partie dorsale placée en arrière et en dehors de la précédente. Ces deux parties sont formées de cellules nerveuses volumineuses, dont quelques-unes seulement ont été réduites dans nos coupes. Ces cellules, riches en prolongements protoplasmatiques abondamment ramifiés, sont pourvues d'un prolongement cylindraxil unique, qui se dirige en avant et va devenir le cylindre-axe d'une fibre périphérique.

Les prolongements cylindraxils provenant des cellules nerveuses de la partie ventrale vont constituer la majeure partie des fibres les plus internes du nerf périphérique, tandis que les fibres les plus externes du nerf sont formées principalement par les prolongements cylindraxils des cellules nerveuses de la partie dorsale. Ceux-ci ont souvent un trajet ondulé : ils contournent la partie interne du faisceau longitudinal postérieur, puis viennent se placer en dehors de la partie ventrale du noyau d'origine, pour atteindre ensuite en ligne directe l'origine apparente du nerf lui-même.

Tous ces prolongements cylindraxils se montrent, dans nos préparations, dépourvues de branches collatérales.

Les prolongements protoplasmatiques affectent une disposition spéciale; ils ont une tendance manifeste à se diriger vers le faisceau longitudinal postérieur et à se ramifier abondamment entre les fibres constitutives de ce faisceau.

Dans cette coupe, les fibres radiculaires du nerf oculo-moteur commun ne présentent pas d'entrecroisement.

La disposition n'est pas aussi simple dans des coupes voisines. La FIG. 3 reproduit une coupe transversale du cerveau moyen du même embryon de canard, dans laquelle la réduction a été plus complète. Le noyau d'origine du nerf de la troisième paire est toujours placé entre le faisceau longitudinal postérieur, *fp*, qui s'avance un peu plus loin en avant que dans la FIG. 2 et le plancher de l'aqueduc de SYLVIUS, *a*S. On y retrouve aussi les deux parties, dorsale et ventrale, que nous avons signalées sur la coupe précédente. Les cellules qui les constituent sont volumineuses, riches en prolongements protoplasmatiques. Comme dans la FIG. 2, ces prolongements ont une tendance marquée à se ramifier entre les fibres du faisceau longitudinal postérieur.

Un détail important, qui n'existait pas dans la coupe de la FIG. 2 (soit par suite d'une réduction moins complète, soit parce que la coupe correspond à un niveau différent), c'est qu'on trouve ici un entrecroisement des fibres nerveuses, se faisant sur la ligne médiane, au niveau de la partie antérieure des deux faisceaux longitudinaux postérieurs. L'entrecroisement était beaucoup plus fourni dans la coupe que nous avons eue sous les yeux; pour ne pas compliquer le dessin, nous avons dû nous contenter de ne reproduire qu'une partie des fibres.

Une chose qui frappe au premier coup d'œil, c'est que l'entrecroisement n'existe pas pour toutes les fibres radiculaires : à côté des fibres manifestement entrecroisées, on en trouve un grand nombre qui se rendent directement de la cellule d'origine au nerf périphérique du même côté. Comme toutes ces fibres réduites représentent des prolongements cylindraxils de cellules nerveuses entrant dans la constitution des deux parties du noyau d'origine du nerf de la troisième paire, nous arrivons à cette première conclusion importante : contrairement à la manière de voir de MATHIAS DUVAL, LABORDE et TESTUT, les racines du nerf oculo-moteur commun présentent, chez le canard, une décussation. Cette décussation n'est pas totale, elle est partielle, conformément aux observatlons de GUDDEN, PERLIA et KÖLLIKER.

L'examen attentif de la FIG. 3 conduit encore aux conclusions suivantes.

Les fibres entrecroisées n'appartiennent ni exclusivement à la partie dorsale, ni exclusivement à la partie ventrale, mais les cellules des deux parties du noyau d'origine prennent part à la décussation. Cette conclusion est en opposition avec la manière de voir de GUDDEN, EDINGER, OBERSTEINER et PERLIA.

Les fibres *directes* qui proviennent des cellules nerveuses de la partie dorsale vont former la partie externe du nerf périphérique, tandis que les fibres directes provenant des éléments nerveux de la partie ventrale vont constituer la partie interne du même nerf, comme dans la FIG. 2.

Les fibres *entrecroisées*, aussi bien celles qui proviennent des cellules de la partie dorsale que celles venant des cellules de la partie ventrale de ce noyau, se rendent principalement dans la partie interne ou médiane du nerf périphérique; conformément à ce que PERLIA a observé chez quelques mammifères, chez le poulet et la grenouille, et contrairement à la disposition que KÖLLIKER signale chez un embryon humain de huit mois.

Les fibres *entrecroisées* ne se rendent pas en droite ligne de leur cellule d'origine vers le nerf périphérique, comme PERLIA les a dessinées; leur disposition est beaucoup plus complexe. Elle ressemble à la lettre à celle que KÖLLIKER a décrite chez l'embryon humain. Le prolongement cylindraxil venant de la cellule nerveuse se dirige d'abord en avant et un peu en dedans; arrivé un peu plus loin que la partie ventrale du noyau d'origine, ce prolongement se coude sur lui-même, devient transversal, décrivant ainsi une convexité ventrale plus ou moins accentuée; après un très court trajet, il se recourbe encore en arrière et en dedans, puis présente une inflexion assez brusque en avant, de façon à décrire une convexité dorsale, pour devenir enfin fibre radiculaire interne du nerf situé du côté opposé à sa cellule d'origine. Cette disposition est cependant variable de fibre à fibre ainsi que le montre la FIG. 3. Ces fibres entrecroisées produisent sur la ligne médiane, au-devant des parties ventrales des noyaux d'origine des deux oculo-moteurs communs, entre la partie antérieure des deux faisceaux longitudinaux postérieurs, un entrelacement souvent inextricable, surtout sur les préparations où la réduction a été quelque peu complète.

Le faisceau entrecroisé, décrit par MATHIAS DUVAL et LABORDE comme devant relier le noyau d'origine de l'oculo-moteur externe d'un côté aux fibres radiculaires du nerf oculo-moteur commun du côté opposé, constituerait, si son existence venait à être confirmée, une disposition anatomique

qui nous permettrait de comprendre, avec la plus grande facilité, l'action physiologique conjugée du muscle droit interne d'un côté avec le muscle droit externe du côté opposé. Cependant, si l'on admet avec DUVAL, LABORDE, TESTUT, SPITZKA et EDINGER que les fibres entrecroisées, situées dans la partie périphérique du nerf oculo-moteur commun, sont principalement destinées à innerver le muscle droit interne, le faisceau croisé de DUVAL et LABORDE devient superflu pour expliquer la relation physiologique qui existe entre le noyau d'origine du nerf de la sixième paire d'un côté, et la partie de l'oculo-moteur commun du côté opposé qui innerve le droit interne. Nous venons, en effet, de montrer que les fibres entrecroisées du nerf périphérique sont des fibres radiculaires et proviennent de cellules nerveuses du noyau de la troisième paire elle-même. Pour expliquer les mouvements conjugués du muscle droit externe d'un côté avec le muscle droit interne du côté opposé, il ne faut donc pas chercher une relation anatomique entre le noyau de la sixième paire d'un côté et celui de la troisième paire du côté opposé, mais bien entre le noyau de la sixième paire et celui de la troisième paire du même côté. Cette relation peut s'établir entre les cellules nerveuses de la sixième et celles de la troisième paires par les fibres du faisceau longitudinal postérieur. Ainsi que HELD l'a déjà signalé, et ainsi que cela se voit clairement dans nos préparations, les fibres de ce faisceau émettent sur leur trajet un grand nombre de collatérales. Au niveau du noyau d'origine du nerf de la troisième paire, ces collatérales sont très abondantes, et elles se ramifient entre les cellules nerveuses de la partie dorsale et de la partie ventrale de ce noyau, ainsi que nous l'avons représenté dans les FIG. 3 et 4. Ces collatérales sont richement ramifiées : témoin la FIG. 4. Examinées à un grossissement plus considérable, elles présentent sur leur trajet les petites nodosités caractéristiques des collatérales d'un prolongement cylindraxil, FIG. 5.

Nous avons appelé plus haut l'attention sur la tendance marquée que présentent les prolongements protoplasmatiques des cellules nerveuses de se ramifier entre les fibres du faisceau longitudinal postérieur. Il se forme donc là des contacts multiples entre les collatérales des fibres du faisceau longitudinal et les cellules nerveuses d'origine du nerf de la troisième paire.

Malheureusement, nous ne savons pas encore d'où viennent les fibres du faisceau longitudinal postérieur. Peut-être que quelques-unes d'entre elles ont leur cellule d'origine dans le noyau de la sixième paire, ainsi que MATH. DUVAL semble l'avoir observé.

CONCLUSIONS.

Il existe, chez le canard, un entrecroisement partiel des fibres radiculaires du nerf oculo-moteur commun.

Les fibres entrecroisées proviennent à la fois des cellules de la partie dorsale et de la partie ventrale du noyau d'origine.

Ces fibres se rendent principalement dans la partie interne ou médiane du nerf périphérique.

Les fibres du faisceau longitudinal postérieur émettent, sur leur trajet, au niveau du noyau d'origine du nerf de la troisième paire, un grand nombre de branches collatérales ; celles-ci viennent en contact, par leurs ramifications terminales, avec les prolongements protoplasmatiques des cellules radiculaires.

EXPLICATION DES FIGURES.

FIG. 1. Schéma représentant les différents groupes de cellules nerveuses qui constituent, d'après les recherches de PERLIA, le noyau d'origine du nerf oculo-moteur commun chez l'homme.

Le groupe antérieur est formé de deux amas de cellules nerveuses : le noyau médian antérieur, *nam*, et le noyau latéral antérieur, *nal*, ou le noyau de DARKSCHEWITSCH.

Le groupe postérieur est beaucoup plus important. Il comprend un noyau central, *nc*, et puis, de chaque côté :

le noyau d'EDINGER-WESTPHAL, *EW*;
un noyau antérieur ventral, *nav*;
un noyau antérieur dorsal, *nad*;
un noyau postérieur ventral, *npv*; et
un noyau postérieur dorsal, *npd*.

IV, noyau d'origine du nerf pathétique.

FIG. 2. Coupe transversale du cerveau moyen d'un embryon de canard au quatorzième jour d'incubation :

fp, faisceau longitudinal postérieur;
as, aqueduc de SYLVIUS;
ep, èpithélium épendymaire.

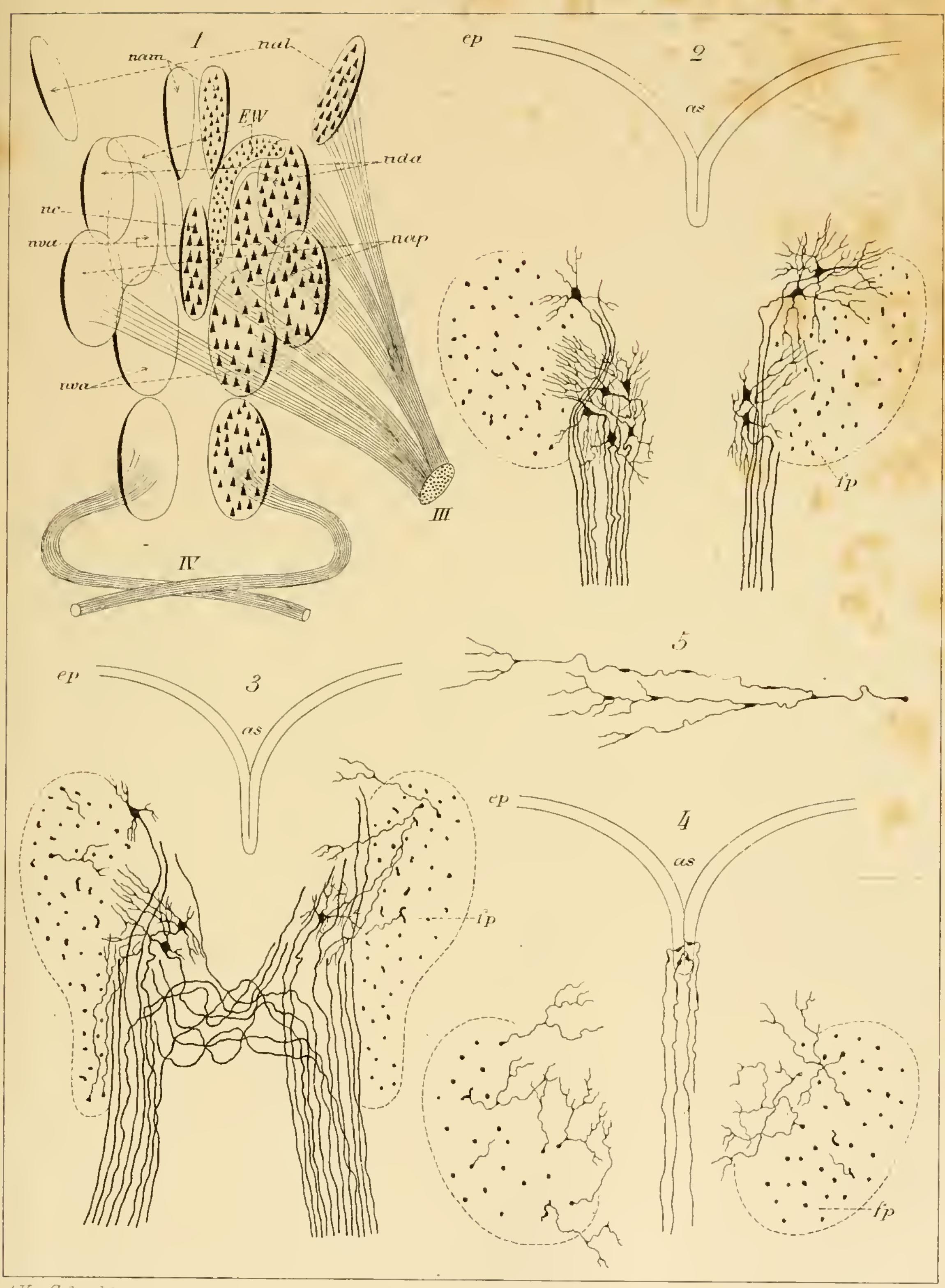
Les fibres radiculaires du nerf de la troisième paire sont toutes des fibres directes.

FIG. 3. Coupe analogue à la précédente. Les fibres radiculaires sont en partie directes et en parties croisées.

c, collatérales des fibres constitutives du faisceau longitudinal postérieur.

FIG. 4. Coupe du cerveau moyen du même embryon montrant les collatérales des fibres du faisceau longitudinal postérieur.

FIG. 5 Une de ces collatérales dessinées à un grossissement de 400.


1
nam
nal
EW
nda
nc
nva
nap
nva
III
IV
2
ep
as
fp
3
ep
as
fp
4
ep
as
fp
5
A. Van Gehuchten, ad nat. del.
Gide. sc.




WH 19T5 7

